



Naturalis

Repositorio Institucional
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar>

Universidad Nacional de La Plata
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



Efecto de la heterogeneidad del hábitat sobre las comunidades de artrópodos en bosques de Chaco, Selva Paranaense y de la Isla Apipé Grande en la provincia de Corrientes, Argentina

Cava, María Belén

Doctor en Ciencias Naturales

Dirección: Corronca, José A.

Co-dirección: Coscarón, María del Carmen

Facultad de Ciencias Naturales y Museo
2014

Acceso en:
<http://naturalis.fcnym.unlp.edu.ar/id/20140422001334>



Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons
Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional



Naturalis

Repositorio Institucional
FCNyM - UNLP



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
Facultad de Ciencias Naturales y Museo



**Efecto de la Heterogeneidad del Hábitat
sobre las Comunidades de Artrópodos en Bosques de
Chaco, Selva Paranaense y de la Isla Apipé Grande
en la provincia de Corrientes, Argentina**

Trabajo de Tesis Doctoral

Biol. María Belén Cava



Director: Dr. José A. Corronca

Codirectora: Dra. María del Carmen Coscarón

Año 2013



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

**Efecto de la Heterogeneidad del Hábitat
sobre las Comunidades de Artrópodos en Bosques de
Chaco, Selva Paranaense y la Isla Apipé Grande
en la provincia de Corrientes, Argentina.**

Trabajo de Tesis Doctoral

Biol. María Belén Cava

Instituto para el Estudio de la Biodiversidad de Invertebrados (IEBI)

Universidad Nacional de Salta (UNSa)

Director: Dr. José A. Corronca

Codirectora: Dra. María del Carmen Coscarón

Año 2013

La presente investigación fue financiada mediante el proyecto del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET). PIP Nro. 5261. "Biodiversidad y Conservación de Heteroptera". Dir. M.C. Coscaron.

*Dedicada a mamá y papá,
que con su amor incondicional
son mi referencia y mi guía*

Índice de contenidos

| | |
|---------------------------------|------|
| Índice de figuras y tablas..... | i |
| Agradecimientos..... | iv |
| Resumen..... | v |
| Abstract..... | viii |

INTRODUCCIÓN

| | |
|---|---|
| Marco Teórico..... | 2 |
| <i>Artrópodos y dispersión.....</i> | 2 |
| <i>Heterogeneidad de hábitat y estructura de la vegetación.....</i> | 3 |
| <i>Productividad y riqueza de especies.....</i> | 5 |
| <i>Efecto insular y Teoría biogeográfica de Islas.....</i> | 6 |
| <i>Importancia del presente estudio.....</i> | 7 |
| Objetivos e Hipótesis..... | 9 |

MATERIALES Y MÉTODOS

| | |
|---------------------------------|----|
| Área de estudio..... | 12 |
| Actividades de campo..... | 17 |
| Actividades de laboratorio..... | 20 |
| Análisis de datos..... | 20 |

RESULTADOS

| | |
|--|----|
| Riqueza de especies e inventario de artrópodos..... | 29 |
| Estructura de la comunidad de artrópodos..... | 34 |
| Diversidad de la comunidad de artrópodos..... | 36 |
| Ensamblajes de artrópodos y sus variaciones..... | 39 |
| Relación entre la complejidad estructural de la vegetación y la comunidad de artrópodos..... | 49 |
| Efecto Insular..... | 55 |

| | |
|---------------------------------|-----------|
| DISCUSIÓN..... | 60 |
| CONCLUSIONES..... | 72 |
| BIBLIOGRAFÍA CITADA..... | 73 |
| ANEXO..... | I |

Índice de Figuras y Tablas

FIGURAS

| | | |
|-------------------|---|----|
| Figura 1. | Especies vegetales características de Chaco Húmedo, Selva Paranaense y Apipé Grande..... | 16 |
| Figura 2. | Mapa del Área de estudio, mostrando los sitios de muestreo en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense..... | 17 |
| Figura 3. | Ubicación, fisonomía vegetal y vista satelital de los sitios de muestreo. | 19 |
| Figura 4. | Metodología para la colecta y procesamiento de artrópodos empleada en el campo y el laboratorio..... | 22 |
| Figura 5. | Metodología empleada para la medición de la heterogeneidad de la vegetación..... | 26 |
| Figura 6. | Abundancia y riqueza de especies en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 29 |
| Figura 7. | A) Curvas de rarefacción basadas en individuos para Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 30 |
| | B) Curva de acumulación de especies por individuos de cada ambiente y de todo el muestreo en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 30 |
| Figura 8. | Riqueza de especies observada y estimada de artrópodos en todo el muestreo en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 32 |
| Figura 9. | Curvas rango/abundancia de especies de artrópodos de Chaco, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 34 |
| Figura 10. | Porcentajes de abundancia relativa de las familias dominantes en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 35 |
| Figura 11. | Perfiles de la diversidad de las comunidades de artrópodos estudiadas.... | 36 |
| Figura 12. | Componentes alfa y beta de la diversidad de artrópodos esperada y estimada..... | 37 |
| Figura 13. | Representación de la abundancia y riqueza de especies de los órdenes de artrópodos presentes en área estudiada..... | 40 |
| Figura 14. | Abundancia y riqueza de especies de las familias de himenópteros más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 43 |
| Figura 15. | Abundancia y riqueza de especies de las familias de arañas más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 44 |
| Figura 16. | Abundancia y riqueza de especies de las familias de coleópteros más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina..... | 45 |

| | | |
|-------------------|--|----|
| Figura 17. | Abundancia y riqueza de especies de las familias de hemípteros más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina. | 46 |
| Figura 18. | Abundancia y riqueza de especies de las familias de dípteros más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina. | 47 |
| Figura 19. | Variación estacional de la abundancia y la riqueza de especies de artrópodos en los diferentes ambientes estudiados. | 48 |
| Figura 20. | Heterogeneidad estructural de la vegetación comparada entre Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense. | 49 |
| Figura 21. | Heterogeneidad estructural de la vegetación comparada entre sitios de Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense. | 50 |
| Figura 22. | A) Ordenamiento polar de los sitios del área de estudio con respecto a las variables de la heterogeneidad de la vegetación. | 51 |
| | B) Representación de la diversidad alfa promedio de sitios con mayor, menor e intermedia heterogeneidad de la vegetación. | 51 |
| Figura 23. | A) Relación entre la estructura vertical de la vegetación y la riqueza de especies de artrópodos en el área de estudio. | 54 |
| | B) Relación entre la estructura horizontal de la vegetación y la riqueza de especies de artrópodos en el área de estudio. | 54 |
| Figura 24. | Ordenamiento por medio de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de los sitios muestreados en el área de estudio. | 55 |

TABLAS

| | | |
|-----------------|---|----|
| Tabla 1. | Variables de hábitat que caracterizan la estructura de la vegetación. | 29 |
| Tabla 2. | Riqueza de especies de artrópodos observada y estimada en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la Provincia de Corrientes, Argentina, acorde a los estimadores Michelis-Menten, Jackknife1 y Chao1. ... | 31 |
| Tabla 3. | Riqueza de especies, abundancia, singletons y dobletons de artrópodos en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la Provincia de Corrientes, Argentina. | 31 |
| Tabla 4. | Riqueza de especies de órdenes de artrópodos observada y estimada en el total de muestreo en la Provincia de Corrientes, Argentina, acorde a los estimadores Michelis-Menten, Jackknife1 y Chao1. | 32 |
| Tabla 5. | Riqueza de especies observada y estimada en los sitios de muestreo en la provincia de Corrientes, Argentina. | 33 |
| Tabla 6. | Índices de diversidad ecológica en el Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina. | 35 |
| Tabla 7. | “Verdadera diversidad” en todo el muestreo y en cada ambiente, mostrando los valores de los números efectivos de diversidad observada y estimada, y el porcentaje de completitud de inventario. | 37 |

| | | |
|------------------|--|----|
| Tabla 8. | Valores de alfa y beta en tres niveles de partición multiplicativa de la diversidad..... | 38 |
| Tabla 9. | Abundancia y riqueza de los órdenes de artrópodos presentes en los ambientes estudiados de la provincia de Corrientes..... | 39 |
| Tabla 10. | Valores del coeficiente de correlación (R) obtenido a partir de prueba de Mantel entre matrices de distancia, considerando la distancia geográfica entre ambientes..... | 52 |
| Tabla 11. | Valores del coeficiente de correlación (R) obtenido a partir de prueba de Mantel entre matrices de distancia, considerando las variables de hábitat en los ambientes..... | 52 |
| Tabla 12. | Valores de los parámetros, r^2 y p de las regresiones lineales simples..... | 53 |
| Tabla 13. | Porcentaje de complementariedad entre ambientes..... | 56 |
| Tabla 14. | Similitud (Morisita-Horn) entre sitios de Chaco, Apipé Grande y Selva Paranaense..... | 57 |
| Tabla 15. | Similitud entre sitios con los valores originales de la medida de Raup-Crick y los valores modificados de la medida de Raup-Crik (β_{RC})..... | 58 |
| Tabla 16. | Contribución de la abundancia promedio de las familias de Araneae, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera y Coleoptera a la disimilitud entre Chaco, Apipé y Selva (Análisis SIMPER)..... | 59 |

ANEXO

| | | |
|-------------------|---|----|
| Tabla I. | Tabla I. Análisis, justificación de los mismos, fórmulas y programas utilizados en la realización de la tesis..... | II |
| Tabla II. | Abundancia y Riqueza de especies de las familias pertenecientes a los diferentes ordenes de Arthropoda en el total de muestreo, en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense..... | VI |
| Tabla III. | Riqueza y abundancia de artrópodos en cada sitio de muestreo en primavera y otoño..... | IX |

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mi director, José Corronca, no sólo por ofrecerme sus valiosos conocimientos y experiencia, sino también por confiar y creer en mí, por su compromiso, su apoyo y su permanente presencia. A mi codirectora, Maru Coscarón, por animarme y alentarme en cada etapa de la tesis y por su motivación constante.

Agradezco a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, por permitirme realizar mi formación de postgrado. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), por el financiamiento y las becas otorgadas. Al Consejo de Investigaciones de la Universidad Nacional de Salta (CIUNSa) y al Instituto para el Estudio de la Biodiversidad de Invertebrados (IEBI), por brindarme la ayuda económica y el lugar de trabajo para realizar la presente tesis. Al Instituto de Botánica del Nordeste (IBONE), por facilitarme el vehículo y el chofer para la realización de los muestreos.

También quiero expresar mi agradecimiento a mis compañeros, a los actuales y a los que pasaron, por su colaboración, compañía y amistad; con ellos compartí o sigo compartiendo los días de trabajo, los viajes de campo y tantos otros momentos. A Pablo Campos, por su buena predisposición en la confección de los mapas.

A mis padres, por brindarme una vida llena de amor, alegrías, oportunidades y aprendizajes. A Eva, por escucharme, aconsejarme y ponerme el hombro cada vez que lo necesito. A mis tres sobrinos, que llenan mi ser. A mis abuelos, a quienes extraño tanto!, que me enseñaron que uno cosecha lo que siembra, y aunque hoy no estén físicamente palpitan en cada latido de mi corazón. A tía Marta, Iván, Carlitos, Pucho y al resto de mi familia, por todo su apoyo e inmenso cariño. A Mari, por ofrecerme su corazón y abrirme las puertas de su hogar haciéndome sentir como en el mío. A “los Lijavetzky” por su generosa hospitalidad y todo su afecto. A mis amigos, los de lejos y los de cerca, a los que veo más y a los veo menos, pero siempre presentes de alguna manera.

A Ale, mi amor, por cuidarme, contenerme, acompañarme, sostenerme. Gracias por tanto... Te amo!

Gracias a todos!!

RESUMEN

Las medidas de biodiversidad proveen una línea de base de la información sobre distribución, riqueza de especies y abundancia relativa de los taxa requeridos para la toma de decisiones de conservación. Los artrópodos son importantes en todos los ecosistemas en cuanto al número de especies y biomasa y juegan un rol fundamental en los procesos ecológicos, y se consideran taxa modelos para la comparación de comunidades dependientes de hábitat. Dentro de este contexto existen numerosos estudios que reportan que la riqueza de artrópodos está positivamente asociada con la complejidad del hábitat, considerada ésta como la heterogeneidad en el arreglo de la estructura física del ambiente. “*La hipótesis de la heterogeneidad del hábitat*” asume que la complejidad del hábitat puede proveer más nichos ambientales y diversas formas de explotar los recursos del ambiente, y así incrementar la diversidad de especies. Las islas difieren en cuanto al tamaño, en la distancia al continente más cercano u otras fuentes de colonización y a la heterogeneidad del hábitat, y son excelentes modelos para estudiar los efectos de estos rasgos sobre la diversidad y el recambio de especies. En la provincia de Corrientes tanto el Chaco Húmedo y la Selva Paranaense se encuentran adyacentes a la Isla Apipé Grande, y considerando que esta provincia está sufriendo una avanzada destrucción de sus ambientes naturales donde seguramente una fauna importante se extinguirá antes de ser estudiada o recolectada, se plantearon los siguientes objetivos: 1) realizar un inventario de artrópodos sobre vegetación en sitios de Chaco, Selva Paranaense y Apipé Grande en la provincia de Corrientes; 2) analizar la estructura de la comunidad de artrópodos en sitios con diferente heterogeneidad de hábitat, en términos de abundancia, riqueza de especies y composición de ensambles de artrópodos sobre la vegetación; 3) comparar la estructura de la comunidad de artrópodos de la Isla Apipé Grande con la de los ambientes “continentales”; 4) determinar cuál o cuáles de los ambientes estudiados influyen sobre la comunidad de artrópodos de los distintos sitios de la Isla. A partir de estos objetivos se propone testear dos hipótesis: H_A) Habrá diferencias en la composición de artrópodos en cuanto a sus ensambles, riqueza y abundancia en sitios de bosque con diferente heterogeneidad de hábitat. H_B) Los sitios de bosques de la isla Apipé Grande tendrán diferentes patrones en la estructura de sus comunidades que los sitios “continentales”.

Se realizaron dos muestreos, uno en primavera de 2006 y otro en otoño de 2007, donde se seleccionaron 15 sitios de bosque en el área de estudio, cinco sitios correspondieron a la Selva Paranaense, cinco al Chaco Húmedo y cinco en la isla Apipé Grande. En cada sitio se tomaron 10 muestras con un G-Vac (garden-vacuum) sobre la vegetación. Cada una de las formaciones boscosas fue caracterizada sobre la base de

variables de hábitat que consideran la heterogeneidad de la vegetación: *porcentaje de cobertura horizontal, porcentaje de cobertura vertical, porcentaje de luz que atraviesa la canopia e índice de vegetación diferencial normalizado (NDVI)*. A partir del material de artrópodos recolectado se generó una *base de datos*, se analizó *la riqueza de especies, la estructura y la diversidad de la comunidad de artrópodos, la relación entre la complejidad estructural de la vegetación y la diversidad de artrópodos* mediante los análisis apropiados utilizando diferentes programas.

Se recolectaron 19.348 artrópodos correspondientes a 1.242 especies/morfoespecies. Los inventarios obtenidos en cada ambiente superaron en todos los casos el 74%, alcanzando un 87% de completitud en toda el área de estudio, lo cual es considerado un buen muestreo a partir del protocolo utilizado. Himenópteros (principalmente hormigas y parasitoides), arañas, coléopteros, hemípteros y dípteros representaron el 90% de las especies registradas en todo el muestreo, obteniendo los mayores valores de diversidad. Estos grupos son considerados como indicadores de biodiversidad y responden a varios aspectos de la heterogeneidad del hábitat, ya que esa heterogeneidad puede influir en los patrones de abundancia y diversidad de estos órdenes de artrópodos. El Chaco Húmedo mostró de acuerdo con los perfiles de diversidad ser la comunidad más diversa, aunque la diversidad alfa promedio de la Selva Paranaense registró un mayor número de especies, al igual que los valores de la diversidad alfa acumulada que reportó cinco especies más que el Chaco Húmedo. Esto podría estar indicando que a nivel local, la mayor heterogeneidad en la estructura de la vegetación soporta un número más elevado de especies, pero a nivel regional, la diferenciación entre los sitios es lo que está determinando la mayor diversidad obtenida en el Chaco Húmedo. Las variables que más explicaron la estructura de las comunidades de artrópodos en los ambientes estudiados fueron el NDVI, el porcentaje de cobertura horizontal y vertical de la vegetación. Por otro lado, la isla Apipé Grande, presentó una comunidad de artrópodos propia, y comparte una fracción de la artropodofauna con los otros dos ambientes.

Nuestros resultados determinaron que hay una relación entre la estructura de la vegetación y la diversidad de artrópodos, apoyando la "*Hipótesis de heterogeneidad de hábitat*" (H_A), la cual asume que los ambientes más heterogéneos proporcionan una mayor cantidad y diversidad de recursos que los ambientes simples, lo que resulta en una mayor diversidad de especies. La H_B también fue comprobada a partir de los resultados obtenidos, ya que la Isla Apipé Grande presenta patrones en la estructura de sus comunidades, diferente a los encontrados en los ambientes "continentales". Al mismo tiempo un porcentaje de fauna es compartida entre las comunidades del "continente" y la

isla, siendo mayor la artropodofauna compartida con el Chaco Húmedo que con la Selva Paranaense, lo cual es coincidente con algunos autores que consideran a Apipé Grande dentro del Complejo Lagunas y Esteros del Noroeste en los Esteros del Iberá. Pudimos determinar que no existe un único factor que está estructurando la comunidad de artrópodos en la isla Apipé Grande, posiblemente su composición esté influida por factores que tienen que ver con la dispersión, con las interacciones bióticas, la actividad antrópica y los requerimientos ambientales de las distintas especies de artrópodos registradas.

Palabras Clave: Arthropoda, Diversidad, Heterogeneidad de hábitat, Chaco Húmedo, Isla Apipé Grande, Selva Paranaense.

ABSTRACT

Biodiversity measures provide a baseline of information about distribution, species richness and relative abundance of taxa required for conservation decisions. Arthropods are important in all ecosystems in the number of species and biomass and play a fundamental role in ecological processes. They are considered models for comparing habitat-dependent communities. In this context, numerous studies report that the richness of arthropods is positively associated with habitat complexity, considering the latter as the heterogeneity in the arrangement of the physical structure of the environment. "*The hypothesis of habitat heterogeneity*" assumes that habitat complexity can provide more environmental niches and different ways to exploit environmental resources and thus increase the species diversity. Islands differ in size, in the distance to the nearest continent or other source of colonization and habitat heterogeneity, and are excellent models for studying the effects of these traits on the diversity and species turnover. In the province of Corrientes both Chaco Húmedo and SelvaParanaense are adjacent to Apipé Grande Island, Because this province is suffering an advanced destruction of their natural environments where surely important fauna will become extinct before being studied or collected, we proposed to consider in this thesis the following objectives: 1) to conduct an inventory of arthropods on vegetation at Chaco Húmedo, SelvaParanaense and Apipé Grande Island sites of the province of Corrientes, 2) to analyze the structure of the arthropod community in sites with different habitat heterogeneity in terms of abundance, species richness and composition of arthropod assemblages on vegetation, 3) to compare the structure of the arthropod community of the Apipé Grande Island with the "continental" environments, 4) to determine which of the studied environments influence the arthropod community of the different sites of the Apipé Grande Island. According with the proposed objectives, we tried to test two hypotheses: H_A) There will be differences in arthropod composition in their assemblies, species richness and abundance in sites of forest with different habitat heterogeneity. H_B) Forest sites of ApipéGrande Island have different patterns in the structure of their arthropod communities than sites of "continental" environments.

We conducted two surveys, one in spring 2006 and the other in autumn 2007, which selected 15 forest sites in the study area, five sites of the Selva Paranaense, five of Chaco Húmedo and five in the Apipé Grande Island. At each site, 10 samples were taken with a G-Vac (garden-vaccum) over vegetation. Each forest site sampled was characterized on the basis of habitat variables that consider the heterogeneity of vegetation: *percentage of horizontal coverage, percentage of vertical coverage, percentage of light passing through the canopy* and *normalized difference vegetation index (NDVI)*. From the arthropods

collected material we generated a database, analyzed the species richness, structure and diversity of arthropod community, and the relationship between vegetation structural complexity with the arthropod diversity by appropriate analyzes using different software.

Nineteen thousand three hundred and forty eight individuals were collected corresponding to 1.242 arthropod species/morphospecies. Inventories at each habitat obtained in all cases exceeded the 74%, reaching to the 87% of completeness throughout the complete study area, which is considered a good sampling from the protocol used. Hymenoptera (primarily ants and parasitoids), Araneae, Coleoptera, Hemiptera and Diptera accounted for the 90% of the recorded species in all sampling, obtaining the highest values of diversity. These groups are considered indicators of biodiversity and respond to various aspects of habitat heterogeneity. This heterogeneity may influence patterns of abundance and diversity of these arthropod orders. The Chaco Húmedo arthropod community agreed with the diversity profiles is more diverse, although the average alpha diversity of the Selva Paranaense recorded a higher number of species, as well as the accumulated alpha diversity value reporting five species more than the Chaco Húmedo. This could indicate that locally, the greater heterogeneity of the structure of the vegetation supports a high number of species, but at regional level the differentiation of the sites determines the greatest diversity of the Chaco Húmedo. The variables that explained the structure of arthropod community in the studied environments were the NDVI, and the percentage of horizontal and vertical coverage of vegetation. Furthermore, the Apipé Grande Island, although have a particular arthropod community a percentage of the arthropod fauna is shared with the other two environments.

Our results showed that there is a relationship between vegetation structure and diversity of arthropods, supporting the "*habitat heterogeneity hypothesis*" (H_A), which assumes that the more heterogeneous environments provide a great number and diversity of resources that simple ones, resulting in a high diversity of species. H_B was also ascertained from our results, since even though the three main assemblies have a particular arthropod community, there is a percentage of arthropod that is shared among "Continental" and Island communities. This shared fauna is higher with the Chaco Húmedo than to the Selva Paranaense, which is consistent with some authors opinions that Apipé Grande Island is a part of the complex of pods and marshes of the northeastern of Iberá Wetlands.

We were able to determine that there is no a single factor that is structuring the arthropod community in the Apipé Grande Island, possibly their composition is influenced

by factors that are related to the dispersion, with biotic interactions, human activity and environmental requirements of the different species of arthropods recorded.

Key Words: Arthropoda, Diversity, Habitat heterogeneity, Chaco Húmedo, Apipe Grande Island, Selva Paranaense.

INTRODUCCIÓN

MARCO TEÓRICO

La biodiversidad o diversidad biológica se refiere a la variabilidad de la vida de todas las fuentes, incluyendo dentro de las especies, entre las especies y la diversidad de los ecosistemas (Whittaker & Fernández-Palacios 2007). La diversidad de especies es un tema central en ecología de comunidades y en biología de la conservación. Su estudio ha adquirido mayor relevancia en los últimos años debido a su posible relación con el funcionamiento de los ecosistemas y por su modificación como resultado de las actividades humanas (Moreno *et al.* 2011). Ante la necesidad de preservar la naturaleza y promover el desarrollo sustentable en base a ella, es vital disponer de estrategias y planes de acción que permitan identificar qué zonas merecen ser protegidas, así como cuáles deben ser enfocadas hacia la promoción de un desarrollo sustentable. Una política que integre ambas estrategias permitirá un uso sostenible de nuestros recursos, así como una permanencia de los servicios ambientales que ofrecen muchos ambientes naturales (Bertonatti & Corcuera 2000). Las medidas de biodiversidad proveen una línea de base de la información sobre distribución, riqueza y abundancia relativa de los taxa requeridos para la toma de decisiones en conservación, estudios ecológicos, biogeográficos, cladísticos, y filogenéticos de valor para la conservación (Magurran 2004). El objetivo fundamental de la conservación de la biodiversidad es identificar e incluir una muestra lo más amplia y representativa posible de componentes que conforman la biota de una región determinada, lo cual requiere la utilización de los datos existentes, la generación de nueva información y el permanente monitoreo y manejo de la vida silvestre (Humphries *et al.* 1995). Así, la planificación de estrategias de manejo dirigidas a la conservación de la fauna, sólo puede desarrollarse e implementarse una vez que los inventarios, o al menos inventarios parciales sean completados (Whitmore *et al.* 2002).

Artrópodos y dispersión

Los artrópodos son conocidos como importantes componentes de la biodiversidad (Kim 1993, Kremen *et al.* 1993, Oliver & Beattie 1996, Yen & Butcher 1997), ya que representan una proporción sustancial de ella (Basset 2004). Son importantes en todos los ecosistemas en cuanto al número de especies y biomasa y juegan un rol fundamental en los procesos ecológicos, tales como la polinización, la formación y la fertilización del suelo, la descomposición orgánica y la regulación de las poblaciones de otros organismos a través de la depredación y el parasitismo (Daily *et al.* 1997, Yen & Butcher 1997). A su vez son reconocidos como importantes indicadores de cambios ambientales y son un componente dominante de la estructura trófica de los herbívoros,

carnívoros y detritívoros en la mayoría de los ecosistemas terrestres (Perner *et al.* 2005). Las comunidades locales de artrópodos pueden estar influenciadas por el paisaje de los alrededores, ya sea a través de eventos de dispersión o la dinámica del establecimiento y la extinción (Kareiva & Wennegren 1995). Considerando su rol en los sistemas naturales, los artrópodos son importantes taxa modelos para la comparación de comunidades dependientes del hábitat (Lassau *et al.* 2005), y algunos autores (Meffe & Carroll 1994, McGeoch 1998) sostienen que a través de especies indicadoras de hábitat, pueden reconocerse diferentes tipos de ecosistemas.

Los artrópodos presentan diferentes mecanismos de dispersión en distintas etapas de su vida. La dispersión en etapa de huevo es realizada por algunos grupos de tamaño pequeño o de escasa movilidad durante el estado adulto, estas especies por lo general fijan sus huevos a individuos vágiles. Se conocen, también, numerosas especies cuyos estados juveniles son dispersados pasivamente, ya sea por el viento, agua u otros animales. En insectos adultos, los mecanismos de dispersión incluyen tanto transporte pasivo como desplazamiento activo. El primero es usado principalmente por especies pequeñas o de escasa movilidad, mientras que aquellas que usan el transporte activo pueden lograr alta eficacia con mecanismos especializados de locomoción. El viento desplaza con facilidad insectos voladores pequeños, por supuesto que vientos fuertes pueden acarrear a grandes distancias un gran número de especies de cualquier tamaño, ya que los insectos son livianos y resisten bien el transporte por aire. Algunas especies no voladoras se fijan a otras que si lo son, para ser acarreadas. La locomoción activa, tanto por marcha sobre un sustrato, como por natación o vuelo, juega un rol de primera magnitud si se considera como medio de dispersión. Mientras que para algunas especies la propia capacidad de desplazamiento les permite ocupar un área geográfica extensa, de manera que su distribución sólo se encuentra limitada por condiciones ecológicas, otras con menores posibilidades de movilidad, se ubican en áreas más restringidas (Toro *et al.* 2003).

Heterogeneidad de hábitat y estructura de la vegetación

La vegetación tiene una estructura particular que permite distinguir distintos fragmentos a diferentes escalas espaciales (paisaje, comunidad o parche). Esta estructura de la vegetación puede ser descripta en términos de caracteres que definen su heterogeneidad vertical, horizontal, así como su fisonomía (Barberis *et al.* 2005). La heterogeneidad espacial puede ser un factor importante que afecta la diversidad de especies en una comunidad, a su vez, la comunidad de especies se ha correlacionado con

un gran número de medidas espaciales que indican el grado de complejidad que posee el hábitat (Loyola *et al.* 2007). Aunque la heterogeneidad ambiental frecuentemente resulta de la variación de los factores abióticos, los organismos pueden crear o influir en tal heterogeneidad, por ejemplo, las plantas pueden afectar la heterogeneidad de hábitat a través de la producción de hojarasca, o captando agua de lluvia y energía luminosa. La cobertura vegetal crea muchos tipos de sustratos, los cuales son diferencialmente utilizados por las especies animales (Loyola *et al.* 2007). Al mismo tiempo, en la mayoría de los hábitats, las comunidades de plantas determinan su estructura física, y por esto, tienen una considerable intervención sobre las distribuciones e interacciones de las especies animales (Lawton 1983, Mc.Coy & Bell 1991, Tews *et al.* 2004). Dentro de este contexto existen numerosos estudios que reportan que la riqueza de artrópodos está positivamente asociada con la complejidad de hábitat (Uetz 1979, Gardner *et al.* 1995, Humphrey *et al.* 1999, Hansen 2000), considerada ésta como la heterogeneidad en el arreglo de la estructura física del ambiente (Lassau & Hochuli 2004). Varias hipótesis predicen que la abundancia de los artrópodos debe estar influenciada por la diversidad de las plantas (Perner *et al.* 2005). “*La hipótesis de la heterogeneidad del hábitat*” asume que la complejidad del hábitat puede proveer de más nichos ambientales y de diversas formas de explotar los recursos del ambiente y así incrementar la diversidad de especies (Bazzaz 1975). La estructura y la heterogeneidad del hábitat pueden afectar considerablemente la composición y la diversidad de una amplia variedad de ensamblajes de especies en los sistemas terrestres (Uetz 1979, August 1983, Gardner *et al.* 1995, Humphrey *et al.* 1999, Hansen 2000, Lassau & Hochuli 2004). Diversos estudios ponen de relieve que la fisonomía de la vegetación es muy importante para la diversidad de insectos y la composición de las especies en una cierta comunidad (Heithaus 1979). Así, la relación entre la estructura de la vegetación y la diversidad de artrópodos se encuentra ampliamente documentada en trabajos previos, por ejemplo, Loyola & Martins (2007) encontraron que las comunidades de avispas y abejas responden muy bien a la estructura de la vegetación a escala local y que la heterogeneidad de componentes específicos de la estructura del hábitat en un área determinada, predice efectivamente la diversidad de himenópteros. En el caso de los coleópteros, se ha visto que la riqueza de especies es mayor en hábitats más complejos y asociados a componentes tales como la abundancia de troncos, hojarasca y hierbas (Lassau *et al.* 2005). Por otro lado, la riqueza de especies de hormigas se asocia negativamente con la cubierta herbácea del suelo y con la cobertura de canopias arbóreas (Lassau & Hochuli 2004). Según Kerr *et al.* (2001) la heterogeneidad de hábitat explica mejor la diversidad de lepidópteros que cualquier otra variable. También se sabe, que diferencias en la estructura de la vegetación causadas por alguna

perturbación del hábitat promueve cambios significativos en las comunidades de artrópodos, provocando una variación en la riqueza de especies (Loyola *et al.* 2007).

Un bosque consiste de formaciones forestales densas, donde los árboles de diversas alturas y el sotobosque cubren una proporción considerable del terreno, o bien es una masa boscosa clara. Los bosques involucran beneficios tangibles e intangibles indispensables para la continuidad de la vida sobre el planeta, como microclimas, refugio de fauna y flora, protección de los suministros de agua y fertilidad de suelos, fuente de energía, y lugar de producción de recursos forestales y de productos no madereros (miel, medicinas, fauna silvestre). Dentro de los bosques, muchos animales interactúan con las plantas a través de procesos como la herbivoría, la polinización, la dispersión de semillas, y la descomposición, entre otros (Toda & Kitching 1999).

Los patrones en la naturaleza ocurren sobre una variedad de escalas espacio-temporales que son a veces referidas como leyes ecológicas (Lawton 1999). La escala espacial y temporal es un factor que ayuda a determinar los mecanismos que explican la diversidad de especies y su distribución (González-Megías *et al.* 2007). La relación entre los ensamblajes y las características del hábitat pueden variar a través de escalas espaciales y temporales, ya que los diferentes taxa perciben el ambiente a distintas escalas. Diversos estudios apoyan que la relación existente entre la diversidad de especies y la heterogeneidad ambiental varía según la escala de análisis (Ruggiero & Kitzberger 2004, González Megías *et al.* 2007), probablemente debido a que los procesos que controlan la diversidad de especies son específicos de la escala espacial, sin embargo, los acontecimientos que ocurren al azar a una escala, también provocan patrones cuando el sistema es analizado a una escala completamente distinta.

Productividad y Riqueza de especies

Field *et al.* (2009) son consistentes con la idea que la productividad (tasa de conversión de recursos en biomasa por unidad de área por unidad de tiempo) determina la capacidad de ambiente para sustentar una mayor riqueza de especies. Los patrones que afectan la relación entre la productividad y el número de especies son dependientes de la escala y del grupo en estudio (Waide *et al.* 1999), dicha relación se observa a gran escala pero es menos evidente a escalas espaciales más pequeñas (Field *et al.* 2009). Existe una correlación entre la cantidad de energía productiva que recibe una comunidad y el número de especies que ella contiene (Kerr *et al.* 2001, Evans *et al.* 2005), así, las zonas de mayor energía poseen ensamblajes con más individuos, lo cual permite a las especies mantener poblaciones más grandes disminuyendo su riesgo de extinción, para de esta manera

mantener elevado el número de especies (Evans *et al.* 2005). Esta relación positiva entre la energía y la riqueza de especies se encuentra generada por diferentes mecanismos, la comprensión de estos mecanismos que controlan la variación espacial de la riqueza de especies puede mejorar las predicciones de cómo la biodiversidad responderá a los cambios ambientales y ayudar a lograr una conservación efectiva. La energía que se encuentra disponible para que los consumidores conviertan en biomasa, depende en gran medida de la productividad de las plantas. Hay varias formas de cuantificar dicha energía productiva, mediante la productividad primaria neta (NPP), la biomasa de la planta, la evapotranspiración (ET), el índice de área foliar (LAI), y el índice de vegetación diferencial normalizado (NDVI), el cual se encuentra relacionado directamente con la productividad primaria neta y con la biomasa de la planta (Evans *et al.* 2005). Tanto la heterogeneidad de la vegetación como la productividad pueden contribuir independientemente para predecir los patrones de riqueza de especies, a través de influencias dentro y entre los hábitats (Kerr *et al.* 2001). En otras regiones del globo (por ejemplo en la Región Paleártica), a partir de estudios realizados con mariposas, algunos autores concluyeron que la productividad es la fuerza motriz de los patrones de riqueza de especies (Hawkins & Porter 2003).

Efecto insular y Teoría biogeográfica de Islas

En otro contexto, las islas han sido frecuentemente citadas como un escenario ideal para estudiar procesos evolutivos porque en ellas existen altos niveles de endemismos y son ambientes que se encuentran profundamente sometidos a la formación de especies (Carson & Templeton 1984, Grant & Grant 1996, Losos *et al.* 1998), asimismo han sido de gran interés para el estudio de procesos ecológicos (Pozo & Llorente Bousquets 2002). Tradicionalmente fueron consideradas como un pequeño cuerpo de tierra completamente rodeado de agua, pero más recientemente el concepto de isla se ha expandido para incluir hábitats dentro de masas continentales de hábitats similares aisladas por una matriz inhóspita (Gillespie & Roderick 2002, Whittaker & Fernández-Palacios 2007). La principal característica biológica de una isla es su aislamiento, no obstante, la fauna de los ambientes adyacentes contribuyen al grupo de especies disponibles para colonizarla (Ricklefs 2001, Gillespie & Roderick 2002, Cowie & Holland 2006); por tal motivo las zonas aledañas a la isla representan la fuente de especies potencialmente inmigrantes. De acuerdo con MacArthur & Wilson (1963, 1967), debido a un balance entre la extinción y la inmigración, el número de especies en una isla tiende hacia un equilibrio dinámico. Las islas difieren en tamaño, en distancia al continente más cercano u otras fuentes de colonización y en la heterogeneidad del hábitat, y son

excelentes modelos para estudiar los efectos de estos rasgos sobre la diversidad y el recambio de especies (Rohde 2005). Sin embargo lo que determina la riqueza local de especies son los procesos ecológicos que operan a escala de la comunidad local, tales como fuertes interacciones entre especies, disturbio, limitación del nicho espacial y limitación de la capacidad de dispersión (Caley & Schuler 1997), ya que cuando un organismo coloniza una isla, su establecimiento depende de cuán apropiado es el ambiente y de la disponibilidad del espacio ecológico (Gillespie & Roderick 2002).

Dentro de un ensamble, las especies localmente abundantes tienden a estar más ampliamente distribuidas que las especies raras, lo que significa que hay una relación inter-específica positiva entre la densidad y la distribución. Esto puede ser entendido porque las especies generalistas al ser capaces de utilizar una amplia gama de recursos se convierten en abundantes a nivel tanto local como regional, mientras que aquellas especies especialistas son poco abundantes o raras (Gaston & Lawton 1990, Cowley *et al.* 2001); siendo poco probable que tengan éxito en otras áreas. Por lo tanto, aunque pueden llegar a altas densidades en un hábitat, no serán especies que tengan una amplia distribución. Según algunos modelos de dinámica de metapoblaciones, especies más móviles deben tener una distribución más amplia que las especies menos móviles, ya que la dispersión puede rescatar a pequeñas poblaciones de la extinción y aumentar la probabilidad de que los parches no ocupados sean colonizados (Gyllenberg & Hanski 1992).

Importancia del presente estudio

Existen algunos estudios realizados en grupos específicos de artrópodos en la provincia de Corrientes, correspondientes a trabajos sobre odonatos (Muzón *et al.* 2008), dípteros (Coscarón 2003, Oscherov *et al.* 2005, Oscherov *et al.* 2007), isópteros (Torales *et al.* 2003), lepidópteros (Lazzeri *et al.* 2010), Formicidae-Hymenoptera (Arbino & Godoy 2003, Vittar 2008, Calcaterra *et al.* 2010), heterópteros (Coscarón *et al.* 2009), Araneae (Avalos *et al.* 2002, Rubio *et al.* 2004, Avalos *et al.* 2005, Avalos *et al.* 2007, Avalos *et al.* 2009) y otros artrópodos en general (Bar *et al.* 2004, Bar *et al.* 2005), sin embargo, en ninguno de los trabajos citados anteriormente se estudia la diversidad de los artrópodos como grupo en Selva Paranaense, Chaco Húmedo y la Isla Apipé Grande.

La provincia de Corrientes está sufriendo una avanzada destrucción de sus ambientes naturales donde seguramente una fauna importante se extinguirá antes de ser estudiada o recolectada (Placi & Di Bitetti 2006). Por tal motivo los estudios sobre diversidad y las comunidades de artrópodos pueden aportar información de base para

promover el desarrollo sustentable y para el planeamiento de estrategias y planes de acción que permitan la protección y conservación de los recursos naturales. Se necesita realizar un inventario faunístico para alcanzar una serie de objetivos a mediano y largo plazo, tales como el desarrollo de los medios necesarios para preservar la biodiversidad de los artrópodos argentinos, manejar de modo sustentable los artrópodos como recursos biológicos, mantener servicios ecológicos fundamentales como la calidad del agua o el clima y el control de la erosión y generar recursos económicos (Morrone & Coscarón 1998).

OBJETIVOS E HIPÓTESIS

De acuerdo a los antecedentes mencionados se plantearon los siguientes objetivos e hipótesis a testear:

Objetivo General

Estudiar la biodiversidad de los artrópodos en formaciones boscosas de Selva Paranaense, Chaco y en la Isla Apipé Grande en la provincia de Corrientes.

Objetivos específicos

- Lograr un inventario de los artrópodos en el área de estudio.
- Analizar la estructura de la comunidad de artrópodos en sitios con diferente heterogeneidad de hábitat y entre ellos, en términos de abundancia, riqueza de especies y composición de ensambles de artrópodos sobre la vegetación.
- Comparar la estructura de la comunidad de artrópodos de la isla Apipé Grande con la de los ambientes “continentales”.
- Determinar cuál o cuáles ambientes estudiados (Chaco Húmedo o Selva Paranaense) influyen sobre la comunidad de artrópodos de los distintos sitios de la isla de Apipé Grande.

Hipótesis 1: Habrá diferencias en la composición de artrópodos en cuanto a sus ensambles, riqueza de especies y abundancia en sitios de bosque con diferente heterogeneidad de hábitat.

Predicciones: Se esperaba: 1) Encontrar una mayor riqueza y abundancia de especies de artrópodos en sitios con una alta heterogeneidad de hábitat que en sitios con una baja heterogeneidad de hábitat. Esto está relacionado por el hecho que la heterogeneidad en la estructura del ambiente puede soportar una mayor cantidad de nichos potenciales dando un mayor rango de recursos para una diversidad de animales funcionalmente diferentes (Klopfer & MacArthur 1960). 2) Así, sitios con una alta heterogeneidad de hábitat tienen una composición de especies de artrópodos diferente que sitios con una baja heterogeneidad de hábitat (Gardner *et al.* 1995).

Hipótesis 2: Los sitios de bosques de la isla Apipé Grande presentan diferentes patrones en la estructura de sus comunidades que los sitios “continentales”.

Predicción: Se esperaría que la isla Apipé Grande, por efecto del aislamiento presente una riqueza de especies menor, al igual que la diversidad de artrópodos donde podrían predominar las especies abundantes, unas pocas especies raras y ensambles particulares que se diferenciarían de las comunidades continentales.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se extiende entre los 27°30'-28°50'S y 55°30'-58°10'O en la provincia de Corrientes, Argentina, donde están representados ambientes pertenecientes a Selva Paranaense, Chaco Húmedo y la isla Apipé Grande (Figura 2).

Tradicionalmente ha habido numerosas propuestas para sistematizar la biota en un número variado de regiones y provincias fitogeográficas (Cabrera 1976, Cabrera & Willink 1973), aunque los esquemas difieren en los criterios que se emplean para la delimitación de las áreas (por ejemplo geográficos, paleontológicos, faunísticos o florísticos), los diferentes autores por lo general reconocen implícitamente que las unidades delimitadas en sus esquemas representan entidades históricas. Morrone (2002) ha revisado los esquemas previos y ha propuesto una clasificación más natural, la cual ordena jerárquicamente el espacio en regiones, subregiones y provincias. Considerando esta clasificación, la provincia de Corrientes pertenece a la Región Neotropical, con dos Subregiones: la Chaqueña y la Paranaense. Cada una de estas subregiones se encuentra dividida en provincias (del Chaco y de las Selvas respectivamente), las cuales fueron delimitadas teniendo en cuenta también criterios ecológicos, y por lo general coinciden con las ecorregiones de Dinerstein *et al.* (1995), es decir que representan conjuntos de comunidades naturales, ecológicas y condiciones ambientales, y cuyas interacciones ecológicas son cruciales para su permanencia a largo plazo (Morrone 1999).

El Chaco Oriental Húmedo es una extensa región que abarca la mitad oriental de Formosa y Chaco, Noroeste de Corrientes y Norte de Santa Fe. El clima es templado húmedo, con una temperatura media anual de 22°C y temperaturas absolutas que pueden alcanzar máximas superiores a 40°C y mínimas bajo cero. Las precipitaciones con registros máximos en el Este, son superiores a 1.300 mm y decaen en el Oeste a 750 mm, el mínimo de precipitaciones se registra durante la estación invernal, en la que se presentan sequías y algunas heladas (Guinzburg & Adámoli 2006). Existe un gran número de humedales, los cuales están ampliamente distribuidos por toda la región y cubren más del 80% del territorio del Chaco Oriental. Las comunidades vegetales se encuentran condicionadas por el gradiente topográfico que ocupan, y éste está relacionado, a su vez, con el gradiente de inundación (Brown *et al.* 2006). La gran variedad de ambientes del Chaco Húmedo (bosques, esteros, bañados, sabanas, pastizales, lagos y ríos) hace que se presente en la región una notable cantidad y diversidad de fauna silvestre (Ginzburg & Adámoli 2006). Botánicamente está definida por la presencia del quebracho colorado (*Schinopsis balansae* Engl.), y en menor cantidad el quebracho blanco (*Aspidosperma*

quebracho-blanco Schltdl.). A ellos se les suman el guayacán (*Caesalpinia paraguariensis* (D. Parodi) Burkart), el algarrobo negro (*Prosopis nigra* (Griseb.) Hieron.), el algarrobo blanco (*Prosopis alba* Gris.), el mistol (*Ziziphus mistol* Griseb.) y el chañar (*Geoffraea decorticans* (Gillies ex Hook. & Arn.) Burkart), entre muchas otras especies. Se trata, en general, de un bosque semi-xerófilo con árboles caducifolios, que se encuentra en las posiciones altas e intermedias del terreno. En tierras o campos altos, se desarrollan los pastizales y en ellos crecen numerosas especies herbáceas, entre las que predominan gramíneas como la paja colorada (*Andropogon lateralis* Nees), la cola de zorro (*Schizachyrium spicatum* (Spreng.) Herter) y el espartillo dulce (*Elionurus muticus* (Spreng.) Kuntze). En sectores topográficamente un poco más bajos y que en épocas de grandes lluvias se inundan parcialmente, se encuentran las sabanas y los palmares. En las sabanas la superficie está cubierta por un tapiz de especies herbáceas, con especies leñosas distanciadas entre sí, por lo que adquiere una fisonomía más bien abierta. Allí, entre las leñosas se encuentran el ñandubay o espinillo (*Prosopis affinis* Spreng.), el urunday (*Astronium balansae* Engl.) y el palo piedra (*Diplokeleba floribunda* N.E.Br.). Los palmares de palma blanca o caranday (*Copernicia alba* Morong) crecen en parcelas casi puras, con un dosel abierto y un denso tapiz herbáceo en la superficie (Guinzburg & Adámoli 2006) (Figura 1A). Las principales amenazas para la conservación de los ecosistemas en el Chaco Húmedo son el sobre-pastoreo del ganado, los incendios estacionales y la transformación de hábitats naturales para actividades agrícolas (Dinerstein *et al.* 1995).

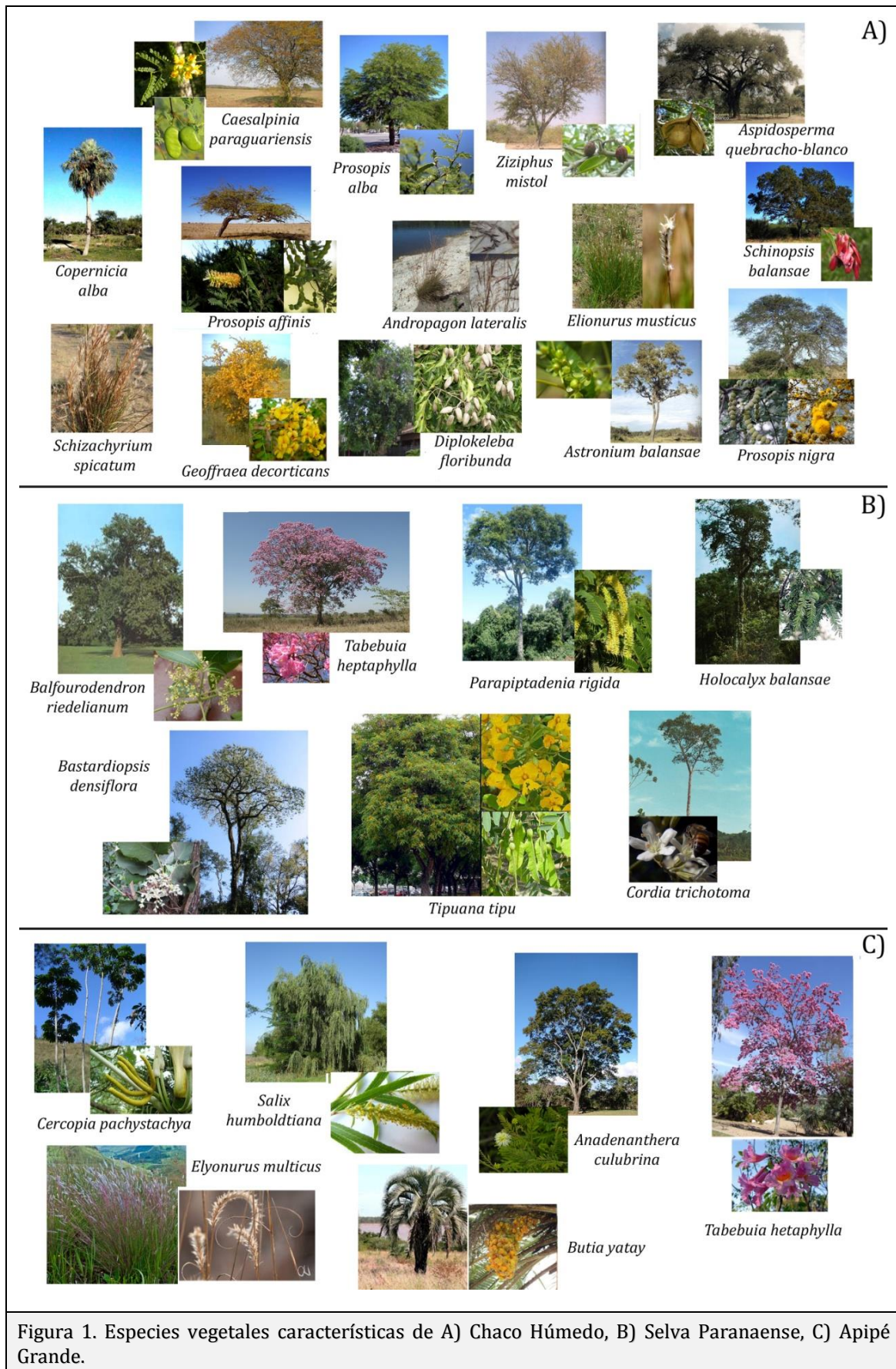
La Selva Paranaense ocupa toda la provincia de Misiones y el extremo Noreste de Corrientes, continuándose por el Este de Paraguay y Sur de Brasil (Bertonatti & Corcuera 2000). Este ambiente posee los bloques boscosos remanentes más grandes y el valor más alto de biodiversidad del país junto con las Yungas (Placi & Di Bitteti 2006). La vegetación dominante es la del bosque subtropical semideciduo, las variaciones en el ambiente local y el tipo de suelo permiten la existencia de diferentes comunidades vegetales. La mayoría de los bosques han sido explotados para obtener madera, algunos son bosques secundarios que se están recuperando de la deforestación. Los fragmentos de bosque están, por lo tanto, compuestos por bosques primarios y secundarios en diferentes estadios de sucesión (Placi & Di Bitteti 2006). El clima es cálido y húmedo con precipitaciones que varían de 1.600 a 2.000mm anuales (Bertonatti & Corcuera 2000). Las precipitaciones, la alta estacionalidad de la temperatura y la luz determinan un patrón de estacionalidad de productividad primaria de la selva (Placi & Di Bitteti 2006). Se pueden reconocer diferentes estratos de vegetación, donde el dosel arbóreo se encuentra entre los 30 y 40m

de altura, representados por el guatambú (*Balfourodendron riedelianum* (Engl.) Engl.), cedro (*Cedrela* sp), lapacho (*Tabebuia heptaphylla* (Vell.) Mattos), anchico (*Parapiptadenia rigida* (Benth.) Brenan), palo rosa (*Tipuana tipu* (Benth.) Kuntze) entre otros, debajo del estrato superior existen estratos de árboles menores, como el loro blanco (*Bastardiopsis densiflora* (Hook. & Arn.) Hassl.), peteribí (*Cordia trichotoma* (Vell.) Arrab. Ex Steud.), y alecrín (*Holocalyx balansae* Micheli). Un tercer estrato está formado por un sotobosque denso con helechos arborescentes y cañaverales, hierbas umbrófilas y muchas lianas, enredaderas y epífitas. Dentro del estrato arbóreo, no puede decirse que existan especies dominantes, ya que una hectárea es compartida por una veintena de árboles diferentes, representados cada uno por pocos individuos (Bertonatti & Corcuera 2000) (Figura 1B).

Tanto el Chaco Húmedo como la Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, se encuentran adyacentes a la Isla Apipé Grande, la cual, de acuerdo con Cabrera (1976) pertenece a la Provincia Fitogeográfica Paranaense, estando representados en la isla sus dos distritos, el de las "Selvas Mixtas" y el de los "Campos"; otros autores (Carnevali 1994, Eskuche & Fontana 1996a, 1996b, Hansen 1998) sostienen que Apipé se ubica en una zona de transición entre las Provincias Fitogeográficas Paranaense y Chaqueña Oriental. La Isla Apipé Grande, integra el sistema de reservas de la Provincia de Corrientes, en el que se incluyen Rincón Santa María, la Unidad de Conservación Galarza y la Reserva Natural Iberá (Colonia Pellegrini), las dos últimas en el sistema de los Esteros del Iberá. Está ubicada en el Norte de la provincia, frente al departamento Ituzaingó, a 2km río abajo de la represa de Yacyretá, y comprende casi 30.000ha. Fue declarada reserva en 1994 (Ley Provincial 4788/94), como parte del plan de mitigación de las obras del complejo hidroeléctrico de Yacyretá (Fontana 2008), encontrándose dentro del área de influencia de la represa. La particularidad de esta reserva, desde un punto de vista geopolítico, es que se encuentra rodeada de aguas de la vecina República del Paraguay y posee una población importante de un poco más de 2.000 habitantes mayoritariamente asentadas en la Intendencia de San Antonio. La Isla Apipé Grande, se caracteriza por presentar una importante superficie de su territorio (alrededor del 70%) compuesto por zonas bajas inundables integradas por madrejones, esteros y lagunas (Hansen 1998). En la zona central de la isla, siguiendo una dirección noroeste-sudeste se presenta una zona baja donde se destacan las lagunas Hermosa y Cambá Cué con un área aproximada de 300 y 1.000has respectivamente. En épocas de inundación dichos cuerpos de agua dividen virtualmente a la isla en dos sectores que constituyen a su vez los dos asentamientos poblacionales más importantes: Colonia Uriburu al oeste y Puerto San Antonio al este, en esta última localidad se presenta la sede del gobierno comunal y los principales servicios públicos de la isla.

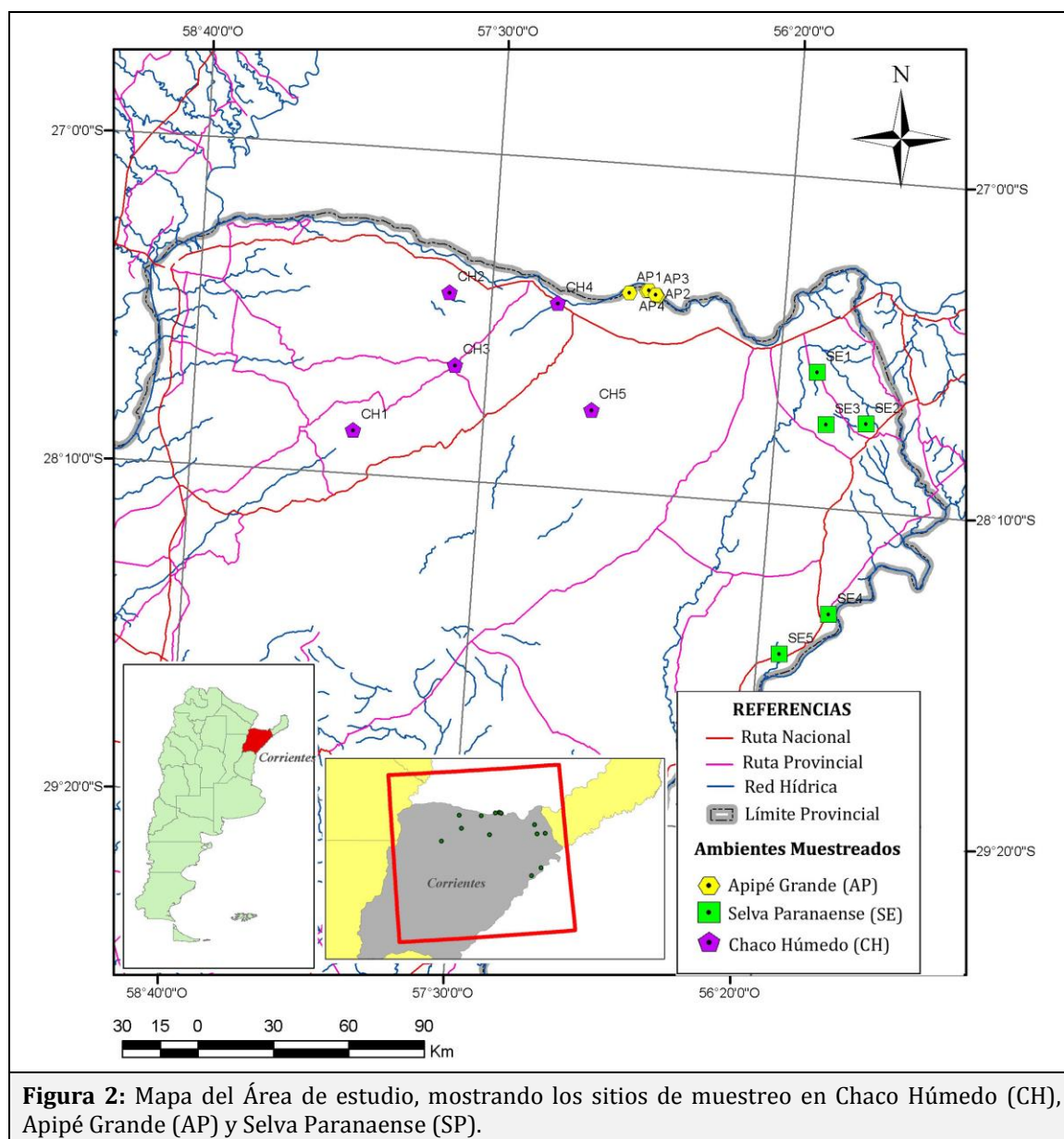
La región correspondiente a la Isla presenta un clima subtropical perhúmedo. La temperatura media del mes de julio (mes más frío del año) es de unos 16°C. En verano, la temperatura media de enero es de 26,5°C, con máximas absolutas que superan los 40°C. La isla presenta una franja que la rodea casi por completo, constituida por una mezcla de selva riparia y del prebosque de *Cecropia pachystachya* Trecul y *Salix humboldtiana* Willd. En el interior se suceden pajonales altos, depresiones con cañaverales, viejos madrejones con comunidades acuáticas e isletas de bosque mesófilo sobre lomadas arenosas. La zona inundable reúne comunidades vegetales acuáticas y comunidades adaptadas al régimen de inundación y sequía temporarias, donde la humedad del suelo es la constante, alcanzando saturación por encharcamiento temporario en los períodos de creciente. En la zona no inundable crecen bosques mesófilos con *Anadenanthera culubrina* (Vell.) Morong y *Tabebuia heptaphylla* (Vell.), espartillares de *Elyonurus multicus* y palmares de *Butia yatay* (Mart.) Beccari (Fontana 2008) (Figura 1C).

Remitiendo a la geomorfología de la isla Apipé (del guaraní: *lomadas*), se ha postulado que un manto de basalto impedía al Paraná seguir hacia el oeste, hasta que en el Plioceno Superior (puelchense) se abrió paso por lo que hoy es la depresión del Iberá. Cuando logró abrirse paso a través del manto de basalto, volcó sus aguas en el Yabeibiry, un afluente del río Paraguay, estableciendo así su actual recorrido entre Ituzaingó y la confluencia con el río Paraguay. Al superar esta barrera, formó los rápidos de Apipé, Santa María, 25 de Mayo y Júpiter, y se abrió en varios brazos delimitando numerosas islas, entre ellas Apipé Grande que se origina precisamente donde los basaltos desaparecen de la superficie (Castellanos 1975, Herbst 2000). Allí, el enorme abanico aluvial actualmente abarca zonas de humedales como los esteros de Ñeembucú en Paraguay y del Iberá en Argentina (Herbst 2000).



ACTIVIDADES DE CAMPO

Se realizaron dos muestreos, uno en primavera de 2006 y otro en otoño de 2007 siendo estas estaciones del año complementarias para la captura de artrópodos. Se seleccionaron 15 sitios de bosque en el área de estudio, cinco sitios correspondieron al Chaco Húmedo, cinco a Selva Paranaense y cinco a la isla Apipé Grande (Figura 3).



Muestras de artrópodos: En cada sitio de muestreo georeferenciado, se tomaron 10 muestras al azar estando separadas cada una de ellas por no menos de 10m y de acuerdo con la posibilidad de acceso dentro de las isletas de bosques. Las muestras de artrópodos fueron tomadas con un G-Vac (garden-vaccum) Stihl sobre la vegetación. El tubo aspirador del G-Vac posee un tubo de 1.10m de longitud y 12cm de diámetro, dividido en el medio

donde contiene una malla delgada para recolectar artrópodos, y cada muestra fue la succión de la vegetación en un área de un metro cuadrado por el término de un minuto, hasta una altura de 2m. El material recolectado en cada una de las muestras fue colocado en bolsas de polietileno con alcohol etílico al 70%, debidamente rotuladas y se trasladaron al laboratorio (Figura 4A). Se consideraron a modo de referencia para la toma de muestras de artrópodos sobre vegetación, trabajos de diversos autores (Smith 1999, Bell *et al.* 2000, Borges & Brown 2003, Dogramaci *et al.* 2011).

Muestras de vegetación: Cada una de las formaciones boscosas fue caracterizada sobre la base de variables de hábitat que consideran la heterogeneidad de la vegetación. Para cuantificar la estructura de la vegetación en cada sitio se tomó la estratificación vertical, el porcentaje de vegetación en cada estrato analizados por el método fotográfico de análisis de la estructura vertical de la vegetación (VESTA=Vertical Vegetational Structure Análisis) (Zehm *et al.* 2003). Este consiste en tomar una fotografía de la vegetación sobre un panel con fondo contrastante hasta la altura de 2m (altura hasta donde se puede tomar la muestra de artrópodos con el G-Vac). En cada sitio se seleccionaron tres puntos al azar donde se tomaron cuatro fotos en cada uno de ellos (una en cada punto cardinal) de la estructura vertical de la vegetación sobre el panel. Las fotografías fueron tomadas con una cámara Cannon PowerShotp A470, la cual fue colocada en posición perpendicular al panel de fondo contrastante a una distancia aproximada de 2,5m. La estructura horizontal se cuantificó delimitando cinco cuadrantes de 5m x 5m al azar dentro de cada sitio y se calculó el porcentaje de cobertura vegetal dentro de cada uno de los 25m² (Weaver & Clements 1950). Para el análisis de la canopia se tomó en cada sitio una foto digital, en cinco puntos elegidos al azar, desde el suelo hacia la canopia. Este método de fotografías hemisféricas se utilizó para calcular indirectamente el paso de luz a través de la canopia (Nobis & Hunziker 2005).

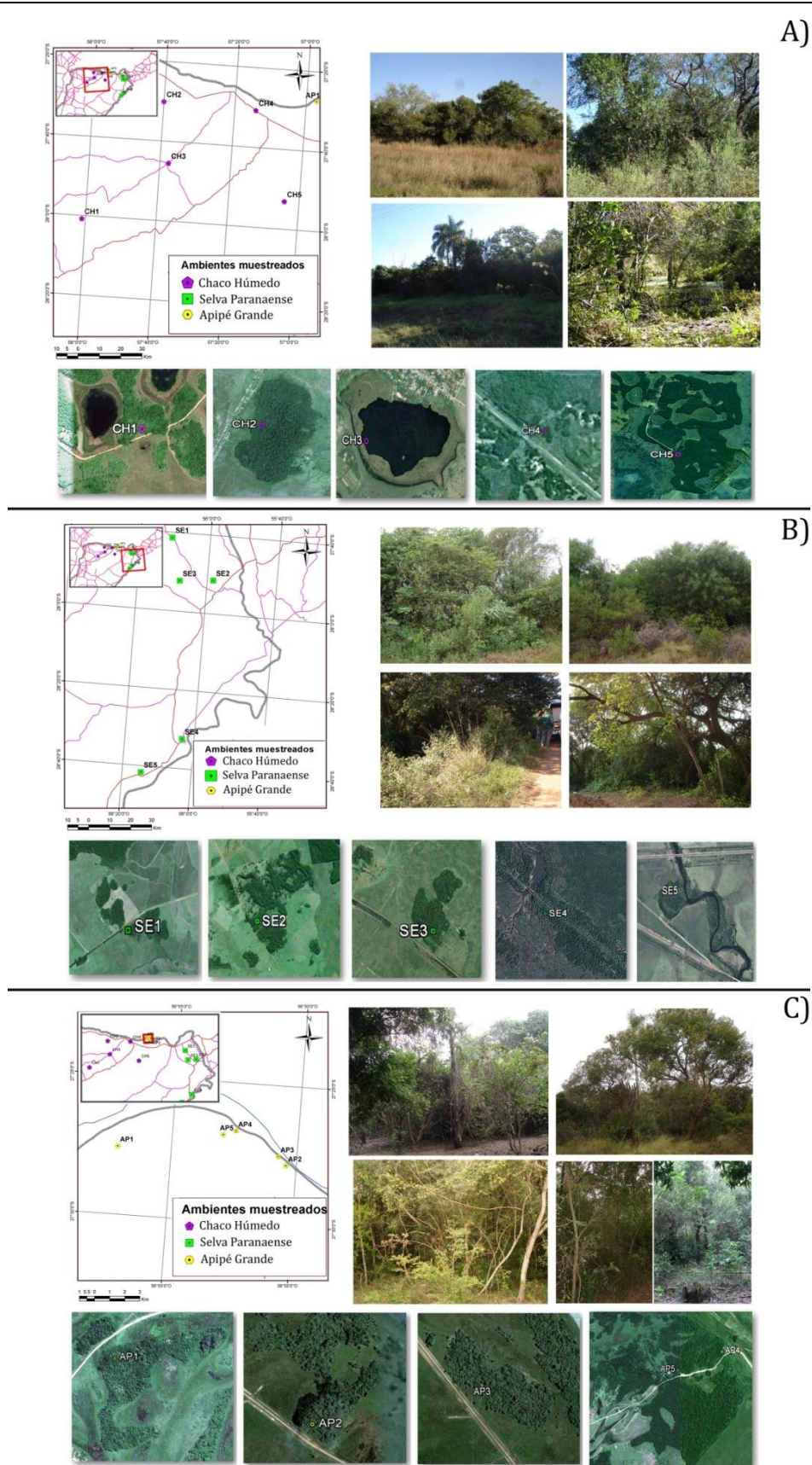


Figura 3. Ubicación, Fisonomía vegetal y vista satelital de los sitios de muestreo, A) Chaco Húmedo, B) Selva Paranaense, C) Apipé grande.

ACTIVIDADES DE LABORATORIO

Una vez en el laboratorio, se procedió a la limpieza de las muestras, separando y acondicionando el material de artrópodos para su fijación y procesamiento (Figura 4B-C). Los ejemplares recolectados fueron depositados en el del Museo de La Plata, Universidad Nacional de La Plata y los vouchers de las especies/morfoespecies de las cuales se obtuvieron más de un ejemplar, se encuentran formando parte de la Colección IEBI-MCN (Instituto para el Estudio de la Biodiversidad de Invertebrados – Museo de Ciencias Naturales, UNSa).

ANÁLISIS DE DATOS

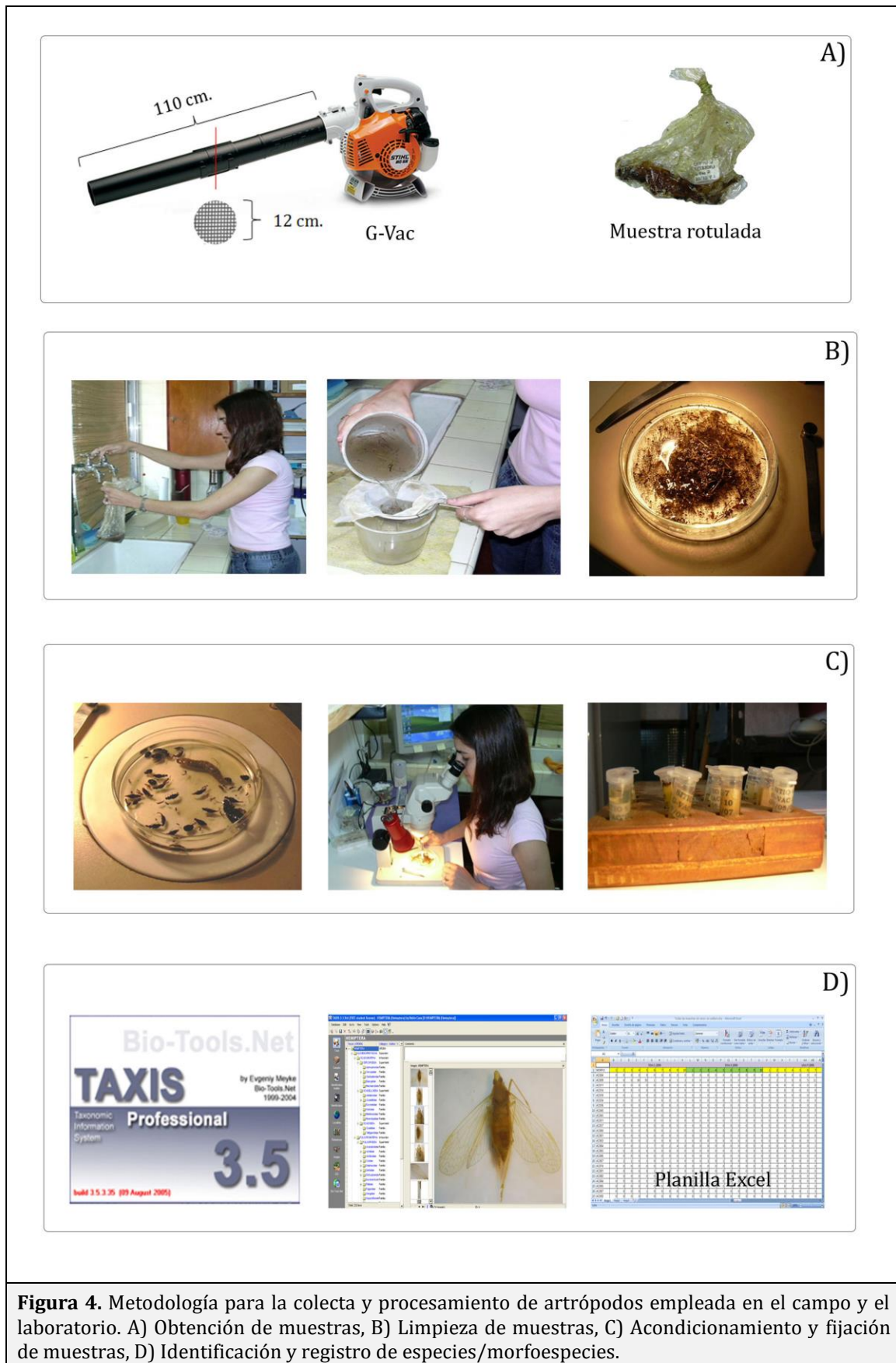
Base de datos: El material de artrópodos recolectado fue registrado en planillas electrónicas, separado en órdenes y familias por medio de claves taxonómicas disponibles (De Santis 1969, Borror *et al.* 1989, Dippenaar-Schoeman & Joqué 1997, Buzzi & Miyazaki 1999, Ramirez 1999, Elzinga 2000), y en especies/morfoespecies¹ generando una base de datos de fotos digitalizadas de cada una de ellas y de sus caracteres distintivos por medio del programa TAXIS ver.3.5 (Meyke 1999-2004), dicha base de datos fue actualizándose constantemente hasta finalizar con el procesamiento del material (Figura 4D). Se recolectaron 1.648 juveniles (7,85% de la colecta total) que fueron removidos *a priori* de los análisis de datos. Consideramos que la remoción de dichos juveniles de la matriz de datos no afecta la calidad de las interpretaciones y el poder de los análisis estadísticos.

Riqueza de especies e inventario: Debido a que la riqueza de especies es una medida natural y simple para describir la comunidad y la diversidad regional (Magurran 2004) y es básico para comparar entre sitios, se generaron curvas de rarefacción basadas en individuos para cada sitio usando el programa Ecosim (Entsminger 2012). La rarefacción se usó para asegurar que cualquier respuesta que se detecte no sea producto de sesgos del muestreo (Krebs 1989), causado por el método de muestreo en hábitat con una estructura que varía (Melbourne 1999). Usando el programa EstimateS 7.0, también se realizaron curvas de acumulación de especies basadas en individuos a fin de representar el número acumulado de especies recolectado (Colwell 2004). Con el mismo programa se evaluó el desempeño de diferentes estimadores no paramétricos de riqueza de especies (ACE, ICE, Chao1,

¹ El término *morfoespecie* es usado para denotar una entidad consistentemente reconocible equivalente a una especie, pero no nombrado formalmente como tal. El principio básico de su uso es que las *morfoespecies* son: 1) consideradas como verdaderos sustitutos de las especies reales y por lo tanto, 2) pueden ser usadas para clasificar y representar la diversidad de insectos sin comprometer la precisión, reflejando que la medida más usada de diversidad es la riqueza de especies (Samways *et al.* 2010).

Chao2, Jackknife1, Jackknife2 y Michaelis-Menten) en cada uno de los sitios estudiados los que fueron comparados con la riqueza observada (S_{obs}) para analizar cuan completo fue el inventario obtenido. También se obtuvieron los valores de los singletons y dobletones en el total de muestreo y en cada ambiente. La completitud de los inventarios fueron calculadas mediante los estimadores Jackknife de primer orden (Jack1: basado en incidencia), Chao 1 y Michaelis-Menten (basados en abundancia).

Estructura de la comunidad de artrópodos: Se realizaron curvas de distribución de Rango-abundancia para evaluar y comparar la estructura de dominancia de las comunidades de artrópodos recolectadas en los tres ambientes (Magurran 2004, Lerrivee & Buddle 2009). Este tipo de análisis permite una comparación objetiva de los diferentes ensambles y aporta una descripción completa de los datos. A fin de completar la caracterización de la estructura de la comunidad, se calcularon los índices ecológicos de diversidad de Shannon-Wiener, Equitatividad (*Pielou*) y Berger-Parker, los cuales fueron sometidos a pruebas estadísticas (Bootstrapping) para determinar si existieran diferencias significativas entre los ambientes analizados. Dichos índices nos aportan información acerca de la estructura de la comunidad de modo complementario a las curvas de rango-abundancia, ya que relacionan la riqueza de especies con la distribución de sus abundancias (Duelli & Obrist 2003, Magurran 2004, Ma 2005). Dichos análisis se realizaron por medio del programa PAST (Hammer *et al.* 2001).



Diversidad de la comunidad de artrópodos: Para comparar la diversidad entre los tres ambientes estudiados se generaron los “perfiles de diversidad” usando la familia de índices de diversidad uniparamétrica de Rényi (Thómerész 1998) con el programa PAST ver. 2.14 (Hammer *et al.* 2001). Estas medidas representan la mejor manera de medir la diversidad de especies (Pereyra & Moreno 2013), así, la “verdadera diversidad” de una comunidad se mide como el *número efectivo de especies* que hay en ella, que puede ser entendido como el número de especies de una comunidad virtual, perfectamente balanceada, en la que todas las especies son igualmente comunes, y en la cual se conserva la abundancia relativa promedio de las especies de la comunidad real. De esta manera, los números efectivos de especies sirven para describir la diversidad de una comunidad ecológica y permiten comparar de forma clara y directa la magnitud de la diferenciación en la diversidad de dos o más comunidades (Moreno *et al.* 2011, Pereyra & Moreno 2013). También se calculó la “verdadera diversidad estimada” (Jost 2006, 2007) por medio de los “números efectivos de especies estimados” utilizando el software SPADE (Chao & Shen 2003-2005), considerando como la riqueza total de especies (verdadera diversidad de orden cero) el valor del estimador ACE (Abundance-based coverage estimator) para comunidades altamente heterogéneas ($CV_{\text{rare}} > 0.8$) (Chao & Shen 2003); el exponencial del índice de Shannon (la verdadera diversidad de orden 1) a partir del estimador MLE, y el inverso del índice de Simpson (la verdadera diversidad de orden 2) calculado usando el estimador MVUE (Minimum variance unbiased estimator) (Moreno *et al.* 2011).

Se utilizó el programa PARTITION para generar los valores de diversidad beta esperados acorde al modelo nulo, bajo la hipótesis que la partición de la diversidad observada es producida por la asignación al azar de las muestras (Crist *et al.* 2003). Se consideraron 3 niveles de diversidad beta: *entre muestras* de un sitio (β_1), *entre sitios* de un ambiente (β_2) y *entre ambientes* (β_3). Fue utilizado el modelo multiplicativo de diversidad gama ($\gamma = \alpha \times \beta_1 \times \beta_2 \times \beta_3$), donde la diversidad beta mide cuántas veces más diversa es la región que el promedio de las zonas que la componen. Este diseño jerárquico permite determinar cómo se distribuye la diversidad de especies a lo largo de un paisaje, y permite comparar la contribución de cada nivel a la diversidad total del paisaje en estudio; de esta forma se obtiene una visión más completa del sistema que se está estudiando, lo cual permite generar información de los posibles procesos que ocurren a distintas escalas (Pereyra & Moreno 2013). Los valores de p generados por el programa PARTITION son el número de valores nulos que pueden ser mayores o iguales al valor observado de la diversidad beta.

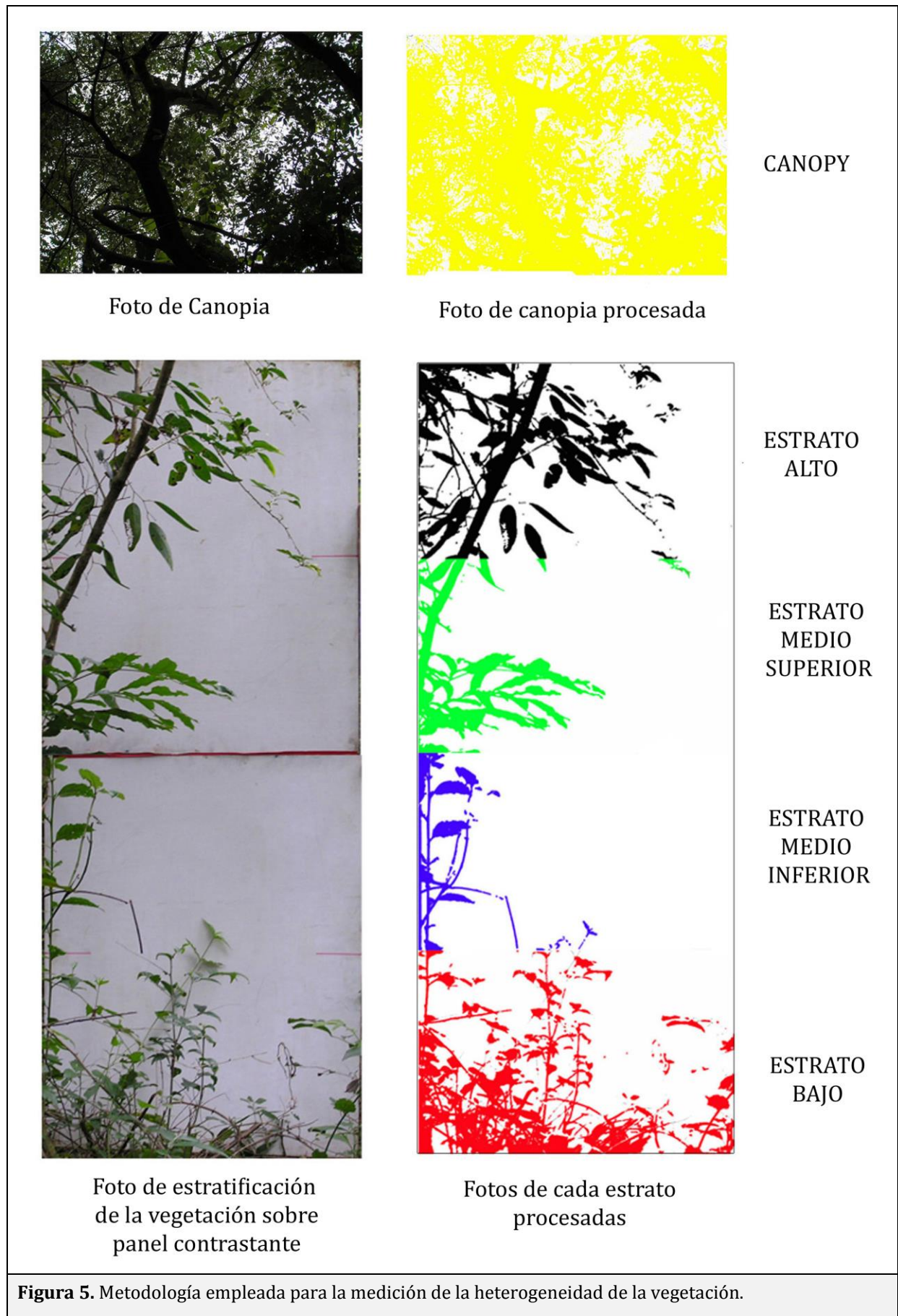
Se representaron gráficamente las abundancias relativas y sus riquezas de especies de las familias pertenecientes a los órdenes más diversos de todo el muestreo y de cada uno de los ambientes estudiados, para comparar los ensambles de artrópodos en dichos ambientes. Se mostraron aquellas familias que poseen una abundancia mayor o igual a 10 individuos en himenópteros, arañas y dípteros y las familias que poseen hasta 5 individuos en coleópteros y hemípteros.

Análisis de la estructura de la vegetación: se consideraron diferentes variables inherentes a la vegetación (Tabla 1): en cuanto a la estructura vertical de la vegetación se consideraron cuatro estratos (Figura 5): “*estrato bajo*”: desde el suelo hasta los 0.5m, “*estrato medio inferior*”: desde los 0.5m hasta 1m de altura, “*estrato medio superior*”: desde 1m hasta 1.5m y “*estrato alto*”: correspondiente al último estrato desde 1.5 hasta 2m. También se consideró como variable la “*estructura vertical total*” representada por la vegetación desde el estrato bajo hasta el estrato alto, y la variable “*canopy*” que representa el paso de luz a través de la canopia. La cuantificación de cada variable por sitio, medida a través de las fotografías digitales, fue el promedio del número de píxeles correspondientes a la vegetación obtenidos a partir de las fotografías correspondientes de los tres puntos seleccionados en cada sitio de muestreo; a partir de estos promedios se calcularon los porcentajes correspondientes a cada estrato por sitio, y el porcentaje total (Gilbert & Butt 2009). Los valores de cada variable fueron calculados usando el programa Adobe Photoshop CS3 Extended ver. 10.0 (2008). Los porcentajes de cobertura horizontal se adquirieron promediando los valores de los cuadrantes de 25m² obteniéndose un valor de cobertura horizontal por sitio. También se consideró la variable “*NDVI*” (índice de vegetación diferencial normalizado) que es un parámetro calculado a partir de los valores de la reflectancia a distintas longitudes de onda, y es particularmente sensible a la cubierta vegetal (Casanova 1997), siendo un indicador de la presencia y actividad fotosintética de la vegetación y está relacionada con la biomasa y porcentaje de cobertura vegetal (Lillesand & Kiefer 2000). Dicho índice fue obtenido a partir de los datos aportados por el Global Climate Data (WorldClim) (Hijmans *et al.* 2005).

Tabla 1. Variables de hábitat que caracterizan la estructura de la vegetación

- ✓ Estratificación vertical de la vegetación
 - Estrato bajo
 - Estrato medio inferior
 - Estrato medio superior
 - Estrato alto
 - Estructura vertical total
- ✓ Estructura horizontal
- ✓ “Canopy”
- ✓ NDVI

Relación entre la complejidad estructural de la vegetación y la diversidad de artrópodos: Se compararon los distintos bosques mediante el análisis de Kruskal-Wallis para determinar si existieron diferencias significativas entre ellos en cuanto a la estructura de la vegetación. Se realizó un análisis exploratorio de las variables mediante el programa SPSS Statistics ver. 17.0 (2008) a fin de determinar la existencia o no de correlación entre ellas y luego las variables que no mostraron estar autocorrelacionadas fueron sometidas por medio del software PC-ORD ver.6 (McCune & Mefford 2011) a un Ordenamiento Polar (Bray-Curtis) con Varianza-Regresión como método de selección de puntos extremos (Beals 1984). Este análisis organiza los sitios con respecto a los “polos” o “puntos de referencia” de acuerdo con una matriz de distancia, siendo los puntos extremos los sitios con mayor distancia ecológica entre ellos. Se realizó una prueba de Mantel para determinar si existe correlación entre la composición de los ensambles, la distancia geográfica y las variables de la estructura de la vegetación, utilizándose como medidas de distancia Bray-Curtis, Distancia Geográfica y Euclideana, respectivamente. A partir de este test se puede determinar cuál o cuáles variables utilizadas explicaría mejor la composición de las comunidades de artrópodos. Para analizar la relación entre la heterogeneidad de hábitat con la riqueza de especies de artrópodos se realizó un análisis de regresión lineal simple con cada una de las variables cuantificadas (Da Silva *et al.* 2010). Los datos utilizados para estos análisis fueron los correspondientes a la estación de otoño, debido a que fue en la cual se realizó la medición de las variables ambientales.



Efecto insular: Para analizar el grado de asociación o similitud a nivel de especie/morfoespecie entre sitios estudiados se realizó un análisis de Escalamiento Multidimensional no-Métrico (NMS), utilizando como distancia la medida de Sorensen (Bray-Curtis). La validez del ordenamiento obtenido se determinó a partir del valor de stress y el valor de p , siguiendo la regla de Clarke (1993) que considera un estrés de 5-10 un buen ordenamiento sin riesgo real de inferencia falsa. Para el NMS se calculó en un primer momento los estadísticos descriptivos de la matriz principal, la que luego fue relativizada de acuerdo a la distancia de Hellinger. Ésta es una medida recomendada para el ordenamiento de datos de abundancia de especies (Rao 1995), y es una alternativa apropiada ya que da poco peso a las especies raras (Legendre & Gallagher 2001). También fueron eliminadas las especies que resultaron outliers. Adicionalmente, la significancia estadística de los grupos obtenidos en cada nivel fue evaluada a través de procedimientos de permutación de respuestas múltiples (MRPP) empleando como medida de distancia Sorensen (Bray-Curtis). Éstos análisis fueron realizados utilizando el programa PC-ORD vers.6 (Mc.Cune & Mefford 2011), siguiendo la rutina propuesta por Peck (2010).

Para determinar el grado de diferencia en la composición de especies entre comunidades distintas se utilizó el porcentaje de complementariedad calculado a partir de la fórmula propuesta por Colwell & Coddington (1994): $C = (S_A + S_B - 2.V_{AB}) / (S_A + S_B - V_{AB}) \times 100$, donde S_A es el número de especies de la comunidad A, S_B es el número de especies de la comunidad B y V_{AB} es el número de especies que tienen en común ambas comunidades.

Con el programa SPADE (Chao & Shen 2003-2005) se calculó la disimilitud (o recambio de especies) de los ensambles de artrópodos registrados en los diferentes sitios y ambientes por medio del índice de disimilitud de Morisita. Este análisis permite, a su vez utilizar la información compartida entre las tres comunidades a fin de determinar el porcentaje de similitud/disimilitud entre los tres ambientes. Las medidas de similitud basadas en abundancia son ecológicamente más significativas, informativas y estadísticamente más exactas que las medidas basadas en incidencia. El índice de similitud/disimilitud de Morisita es una buena medida para la búsqueda de las diferencias funcionales en los ecosistemas (Jost *et al.* 2011).

Se realizó el cálculo de similitud de Raup-Crick que provee información sobre el grado en que las comunidades son más diferentes (o similares) que lo esperado por azar (Raup & Crick 1979). Por lo tanto, esta medida permite desarrollar prueba de hipótesis acerca de la magnitud relativa de las diferencias entre las comunidades observadas y

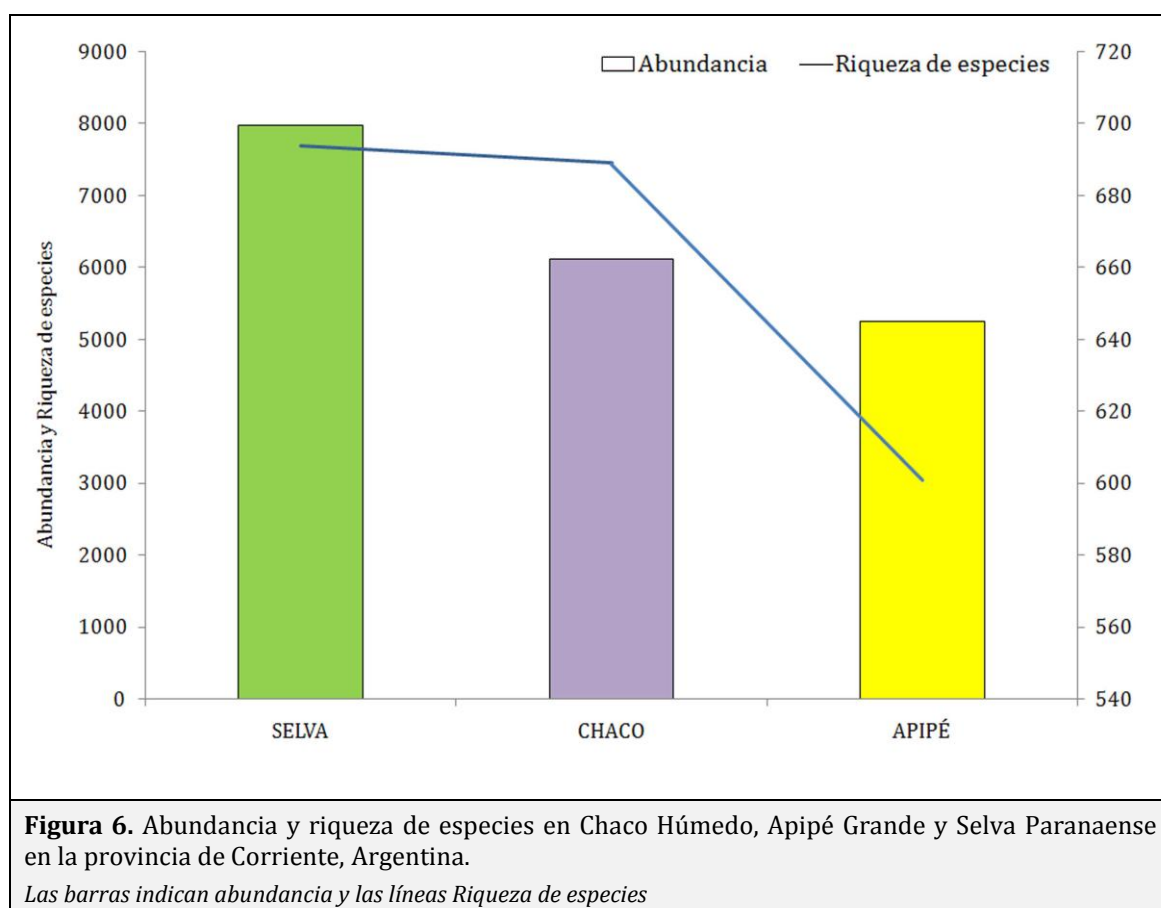
esperadas. Para dicho cálculo se utilizó el software PAST ver. 2.14 (Hammer *et al.* 2001) y se estandarizó el valor obtenido de -1 a 1, mediante la fórmula propuesta por Chase *et al.* 2011 (β_{RC}) donde se sustrae 0,5 al valor obtenido y se multiplica por 2. Este análisis se utilizó para inferir cuál o cuáles son los eventos que explicarían la similitud o la diferencia entre las comunidades. El índice de *Raup-Crick* estandarizado por Chase *et al.* (2011), al estar condicionado explícitamente por la variación en la diversidad alfa, proporciona una medida más adecuada que otras, para comparar la disimilitud entre las comunidades que varían en la riqueza de especies (Chase *et al.* 2011). Una vez obtenidos los valores con el índice, pueden hacerse inferencias biológicas a partir de ellos: si los filtros ambientales son fuertes, los sitios con condiciones ambientales similares serán más similares que lo esperado por azar ($BRC < 0$), mientras que sitios con condiciones ambientales distintas serán menos similares que lo esperado ($BRC > 0$). Así mismo, cuando limitaciones en la dispersión son fuertes, pares de sitios más cercanos serán más similares que lo esperado ($BRC \leq 0$), mientras que pares de sitios distantes serán más similares que lo esperado ($BRC > 0$) (Chase *et al.* 2011).

Además, se compararon los valores de abundancias y riqueza de especies de las familias de los órdenes más diversos registrados en cada ambiente por medio de un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER), teniendo en cuenta la disimilitud de Bray-Curtis (que no se encuentra afectado por el tamaño de muestra), calculado por medio del programa PAST ver.2.14 (Hammer *et al.* 2001), para determinar qué familias de estos grupos contribuyeron más a la disimilitud entre los ambientes.

RESULTADOS

RIQUEZA DE ESPECIES E INVENTARIO DE ARTRÓPODOS

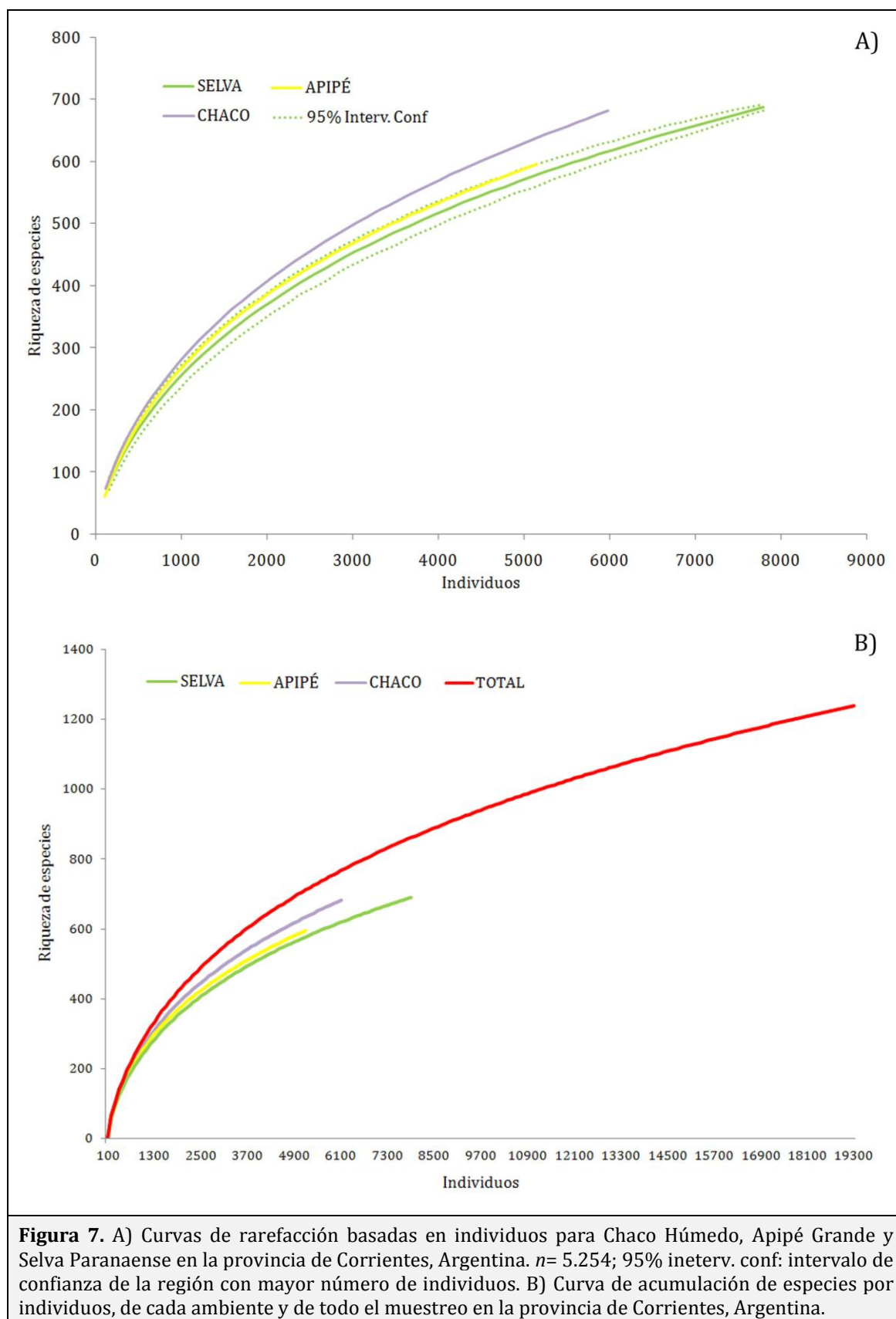
Un total de 19.348 artrópodos fueron recolectados correspondientes a 1.242 especies/morfoespecies de 21 órdenes. La Selva Paranaense es la que presentó una mayor abundancia y riqueza de especies ($S=694$ $N=7.971$) en comparación con el Chaco Húmedo ($S=689$ $N=6.123$) y la Isla Apipé Grande ($S=601$ $N=5.254$) (Figura 6).



No obstante el análisis de rarefacción mostró que al menor número de individuos ($n=5.254$), el Chaco es el ambiente más rico en especies ($S=644$; $SD=11$) ya que se encontró por fuera del intervalo de confianza 95%, por lo tanto, la riqueza observada fue significativamente mayor que la riqueza de especies de los otros dos ambientes. Selva Paranaense ($S=585$; $SD=17$) resultó ser el ambiente menos rico en especies, no mostrando diferencias significativas con la riqueza de Apipé Grande interpolando al mismo número de individuos (Figura 7A).

La diversidad alfa promedio por muestra y por sitio de muestreo, fue mayor en Selva ($\bar{\alpha}_{muestra}=30,51$; $\bar{\alpha}_{sitio}=257,6$) que en Chaco ($\bar{\alpha}_{muestra}=26,65$; $\bar{\alpha}_{sitio}=241,6$) y Apipé

Grande ($\bar{\alpha}_{\text{muestra}}=21,5$; $\bar{\alpha}_{\text{sito}}=208,6$). Asimismo la diversidad alfa acumulada muestra que Selva Paranaense fue el ambiente con menor riqueza de especies (Figura 7B).



La curva de acumulación de especies por individuos para todo el muestreo no llegó a una asíntota (Figura 7B), sin embargo se pudo comprobar que el inventario obtenido fue bueno alcanzando más de un 87% de la riqueza estimada por el estimador no paramétrico más próximo (Michaelis-Menten) (Tabla 2).

Los inventarios obtenidos en cada ambiente superaron en todos los casos el 74% de los valores esperados mediante el estimador Michaelis-Menten, evidenciándose que el inventario de Selva Paranaense fue el más completo donde los estimadores Michaelis-Menten y Jackknife 1 calcularon un 20 y 30% de especies más que las observadas, respectivamente (Tabla 2).

Tabla 2. Riqueza de especies de artrópodos observada y estimada en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la Provincia de Corrientes, Argentina, acorde a los estimadores Michaelis-Menten, Jackknife de primer orden y Chao1.

| | Riqueza observada acumulada (S) | MM \hat{S} | Jack1 \hat{S} | Chao1 \hat{S} | % Completitud | | |
|-------|---------------------------------|--------------|-----------------|-----------------|---------------|-------|-------|
| | | | | | MM | Jack1 | Chao1 |
| TOTAL | 1.242 | 1.426,08 | 1.747,31±30,77 | 1.852,22±76,4 | 87 | 71 | 67 |
| CHACO | 689 | 911,86 | 1.026,59±27,68 | 1.217,55±85,83 | 75 | 67 | 57 |
| APIPÉ | 601 | 810,79 | 880,18±27,08 | 974,96±64,14 | 74 | 68 | 62 |
| SELVA | 694 | 868,62 | 995,95±61,23 | 1.042,77±56,67 | 80 | 70 | 67 |

Asimismo las curva de singletons y dobletones del total del muestreo tienden a una asíntota, ratificando que se logró un buen inventario (Figura 8, Tabla 3). El porcentaje de singletons fue moderado, llegando a un poco menos del 38%, mientras que el de dobletones fue bajo (14,57%).

Tabla 3. Riqueza de especies, abundancia, singletons y dobletones de artrópodos en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la Provincia de Corrientes, Argentina.

| | Abundancia | Riqueza S_{obs} | Singletones | Dobletones | Unicos | Duplicados |
|-------|------------|-------------------|-------------|------------|--------|------------|
| TOTAL | 19.348 | 1.242 | 470 | 181 | 507 | 202 |
| CHACO | 6.123 | 689 | 305 | 88 | 341 | 115 |
| APIPÉ | 5.254 | 601 | 258 | 89 | 282 | 99 |
| SELVA | 7.971 | 694 | 277 | 110 | 305 | 118 |

El porcentaje de singletons en Chaco fue bastante elevado, con un 44% y el de dobletones fue bajo con 13%. En Apipé los singletons llegaron al 43% y los dobletones 15%, mientras que en Selva ellos representaron el 40% y 16% respectivamente.

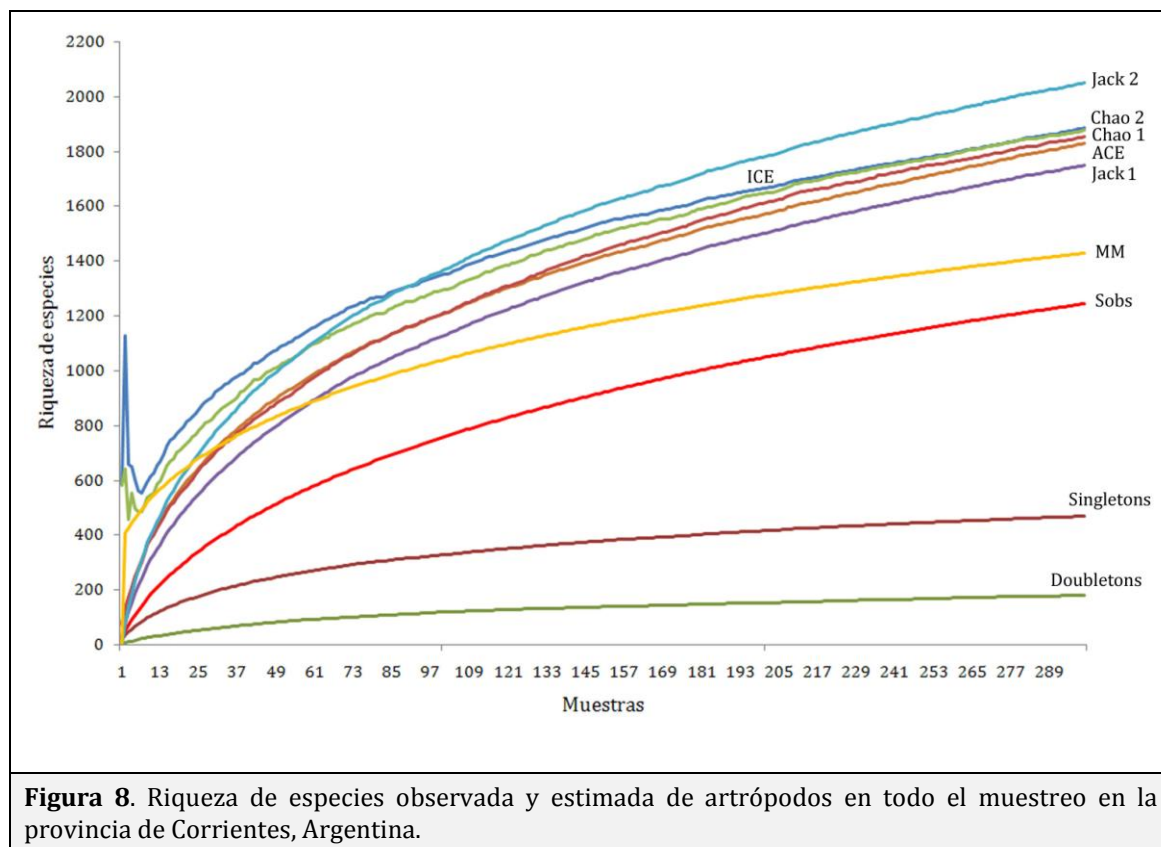


Figura 8. Riqueza de especies observada y estimada de artrópodos en todo el muestreo en la provincia de Corrientes, Argentina.

Himenópteros, arañas, coléopteros, hemípteros y dípteros representaron el 90% de las especies registradas en todo el muestreo. Al comparar la completitud del inventario de dichos órdenes se determinó, a partir de estimadores no paramétricos basados en incidencia y abundancia, que el protocolo de muestreo fue eficiente para cada uno de ellos, aunque tanto en himenópteros, arañas y dípteros se logró un porcentaje mas elevado de completitud del inventario (Tabla 4).

Tabla 4. Riqueza de especies de órdenes de artrópodos observada y estimada en el total de muestreo en la Provincia de Corrientes, Argentina, acorde a los estimadores Michelis-Menten, Jackknife de primer orden y Chao1.

| Ordenes | S _{obs} | MM \hat{S} | Jack1 \hat{S} | Chao1 \hat{S} | % Completitud | | |
|-------------|------------------|--------------|-----------------|-----------------|---------------|-------|-------|
| | | | | | MM | Jack1 | Chao1 |
| HYMENOPTERA | 273 | 327,3 | 383,63±11,55 | 375,08±26,31 | 83 | 71 | 73 |
| ARANEAE | 259 | 297,46 | 361,66±10,74 | 412,14±42,82 | 87 | 72 | 63 |
| COLEOPTERA | 200 | 307,31 | 311,63±13,18 | 371,11±47,46 | 65 | 64 | 54 |
| HEMIPTERA | 193 | 283,3 | 290,67±10,66 | 335,78±41,73 | 68 | 66 | 57 |
| DIPTERA | 188 | 195,28 | 220,89±6,1 | 202,63±7,49 | 96 | 85 | 93 |

Se calcularon los estimadores para aquellos órdenes más representativos en este estudio.

Los inventarios obtenidos en cada sitio muestran que ellos estuvieron igualmente muestreados llegando a valores similares de completitud (Tabla 5).

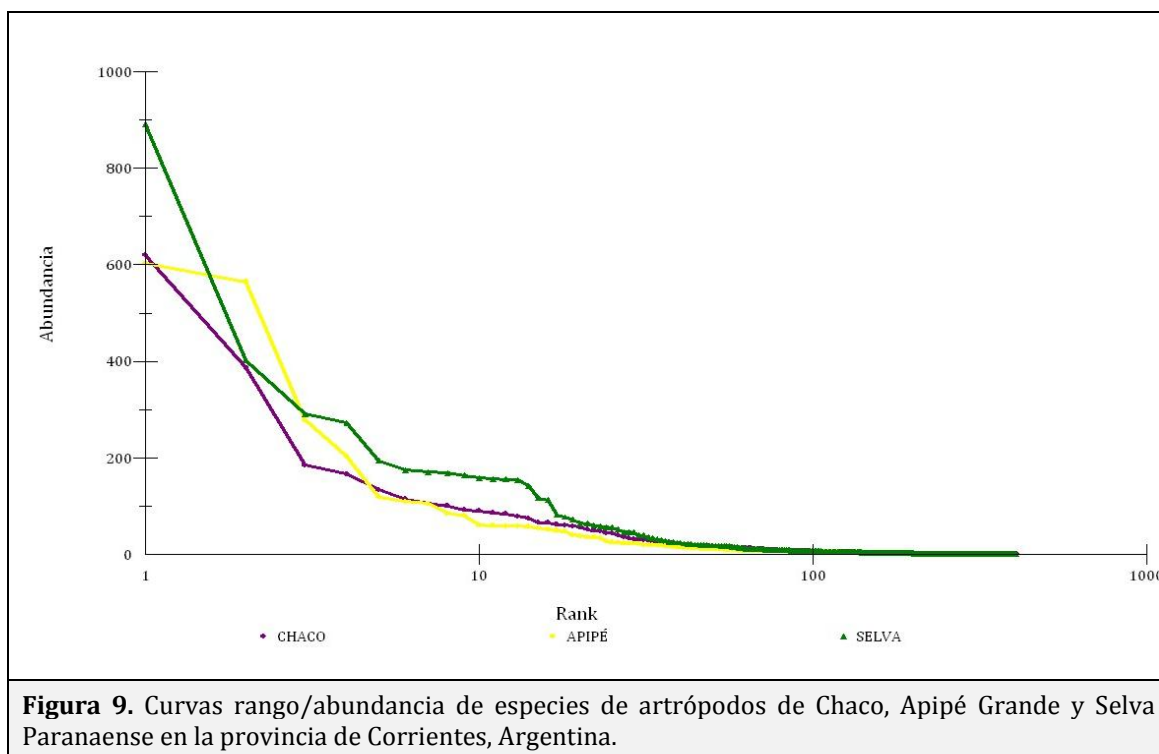
Tabla 5. Riqueza de especies observada y estimada en los sitios de muestreo en la provincia de Corrientes, Argentina.

| Sitios | S _{obs} | N | Singl. | Doubl. | Uniq. | Dupl. | Jack1 \hat{S} | Compleitud (%) |
|--------|------------------|-------|--------|--------|-------|-------|-----------------|----------------|
| CH1 | 239 | 988 | 133 | 33 | 152 | 31 | 383,4±26,61 | 62 |
| CH2 | 241 | 1.162 | 123 | 32 | 138 | 45 | 272,1±21,83 | 65 |
| CH3 | 237 | 1.274 | 124 | 34 | 146 | 35 | 375,7±17,06 | 63 |
| CH4 | 207 | 1.043 | 116 | 29 | 133 | 32 | 333,35±16,9 | 62 |
| CH5 | 284 | 1.656 | 138 | 44 | 170 | 58 | 445,5±27,13 | 64 |
| AP1 | 193 | 667 | 106 | 30 | 118 | 35 | 305,1±12,32 | 63 |
| AP2 | 192 | 815 | 105 | 34 | 123 | 32 | 308,85±26,24 | 62 |
| AP3 | 263 | 1.232 | 122 | 38 | 142 | 50 | 397,9±22,09 | 66 |
| AP4 | 283 | 2.206 | 151 | 45 | 174 | 42 | 448,3±24,43 | 63 |
| AP5 | 112 | 334 | 65 | 18 | 77 | 15 | 185,15±12,95 | 60 |
| SE1 | 283 | 1.350 | 140 | 46 | 159 | 48 | 433,05±18,21 | 65 |
| SE2 | 232 | 1.286 | 116 | 36 | 135 | 41 | 360,25±17,48 | 64 |
| SE3 | 285 | 2.765 | 134 | 39 | 152 | 40 | 429,4±16,1 | 66 |
| SE4 | 276 | 1.468 | 141 | 45 | 163 | 40 | 430,85±28,49 | 64 |
| SE5 | 213 | 1.102 | 111 | 26 | 123 | 34 | 329,85±16,78 | 65 |

Sobs: riqueza de especies observada, N: Abundancia, Singl.: número de singletones, Doubl: Número de dobletonos, Uniq.: Número de uniques, Dupl.: Número de duplicates, Jack1: Número de especies estimada por Jackknife1.

ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ARTRÓPODOS

Apipé mostró en su comunidad de artrópodos más especies dominantes que en las otras dos, varias especies con abundancias intermedias y un menor número de especies raras. Mientras que el Chaco Húmedo como la Selva Paranaense mostraron un menor número de especies dominantes, numerosas especies con abundancias intermedias y muchas especies raras (Figura 9).



En cuanto a la composición de las comunidades de artrópodos se observó que los grupos dominantes fueron los dípteros quironómidos especialmente en Apipé, los colémbolos entomóbridos en Selva Paranaense y en Chaco predominaron, junto con los quironómidos, las arañas de la familia Linyphiidae (Figura 10).

Hubo diferencias significativas en los atributos de las comunidades de los ambientes analizados (Tabla 6), donde pudo observarse una estructura similar en Chaco y Selva, mientras que Apipé presentó la mayor dominancia debido a los quironómidos (35% del total de artrópodos presentes).

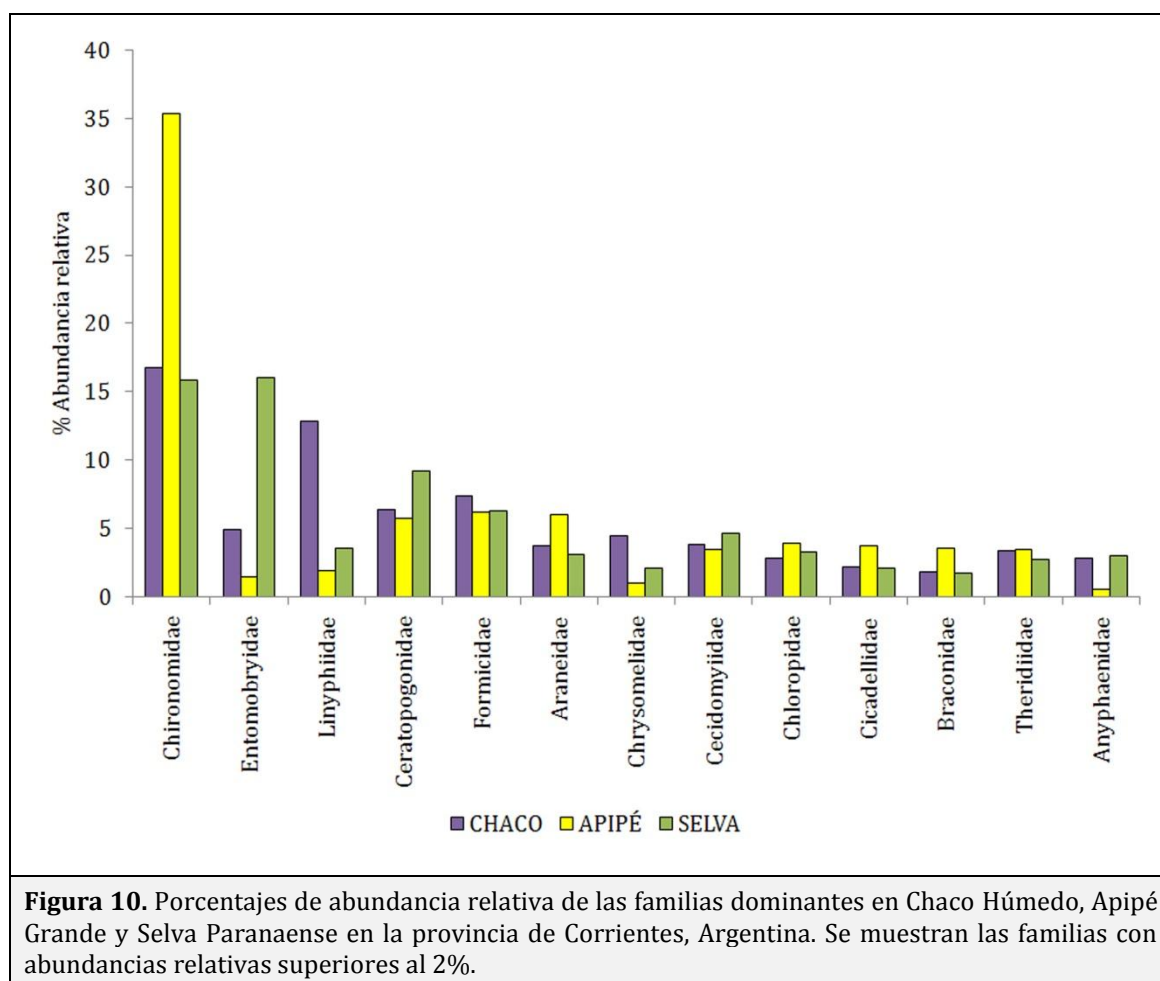


Tabla 6. Índices de diversidad ecológica en el Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina.

| | CHACO | APIPÉ | SELVA |
|----------------|---------|---------|---------|
| Shannon-Wiener | 5,02* | 4,746* | 4,855* |
| Equitatividad | 0,7681* | 0,7418* | 0,7421* |
| Berger-Parker | 0,1013* | 0,1148* | 0,1118* |

* Valores que presentaron diferencias significativas $p < 0,005$

DIVERSIDAD DE LA COMUNIDAD DE ARTRÓPODOS

La diversidad de los tres ambientes comparada por medio de los perfiles de diversidad (diversity profiles) mostró que los sitios de Chaco fueron los más diversos (Figura 11), siendo 1,32 veces mayor que la comunidad de artrópodos de Apipé y 1,18 veces mayor que la de Selva (Tabla 7). A su vez, Selva resultó 1,11 veces más diversa que Apipé, al comparar los valores de 1D observada (diversidad de orden 1).

Además la completitud del inventario fue buena, si se compara los valores de los números efectivos de riqueza observada con la riqueza estimada (Tabla 7), mostrando en todos los casos un porcentaje de completitud de inventario mayor al 61%.

Los perfiles de diversidad de Chaco y Selva se interceptan, lo cual indicaría que no podría decirse sin ambigüedad cuál comunidad es la más diversa (Liu *et al.* 2007, Leinster & Cobbold 2012), sin embargo las curvas se cruzan muy lejos a la izquierda ($q \sim 0.10$), lo que refleja un número levemente mayor en la riqueza de especies observadas en la Selva Paranaense. La declinación abrupta de las tres curvas entre $0 \leq q \leq 1$ indica que hay muchas especies raras (Leinster & Cobbold 2012).

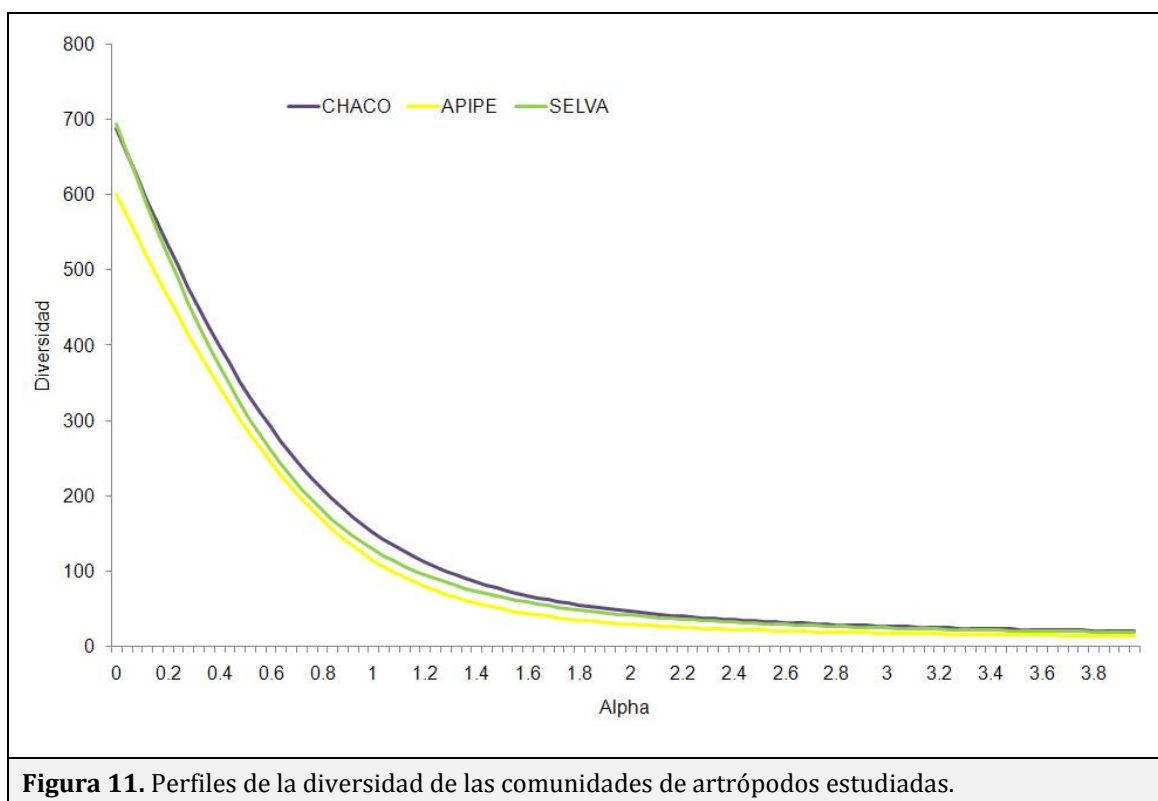
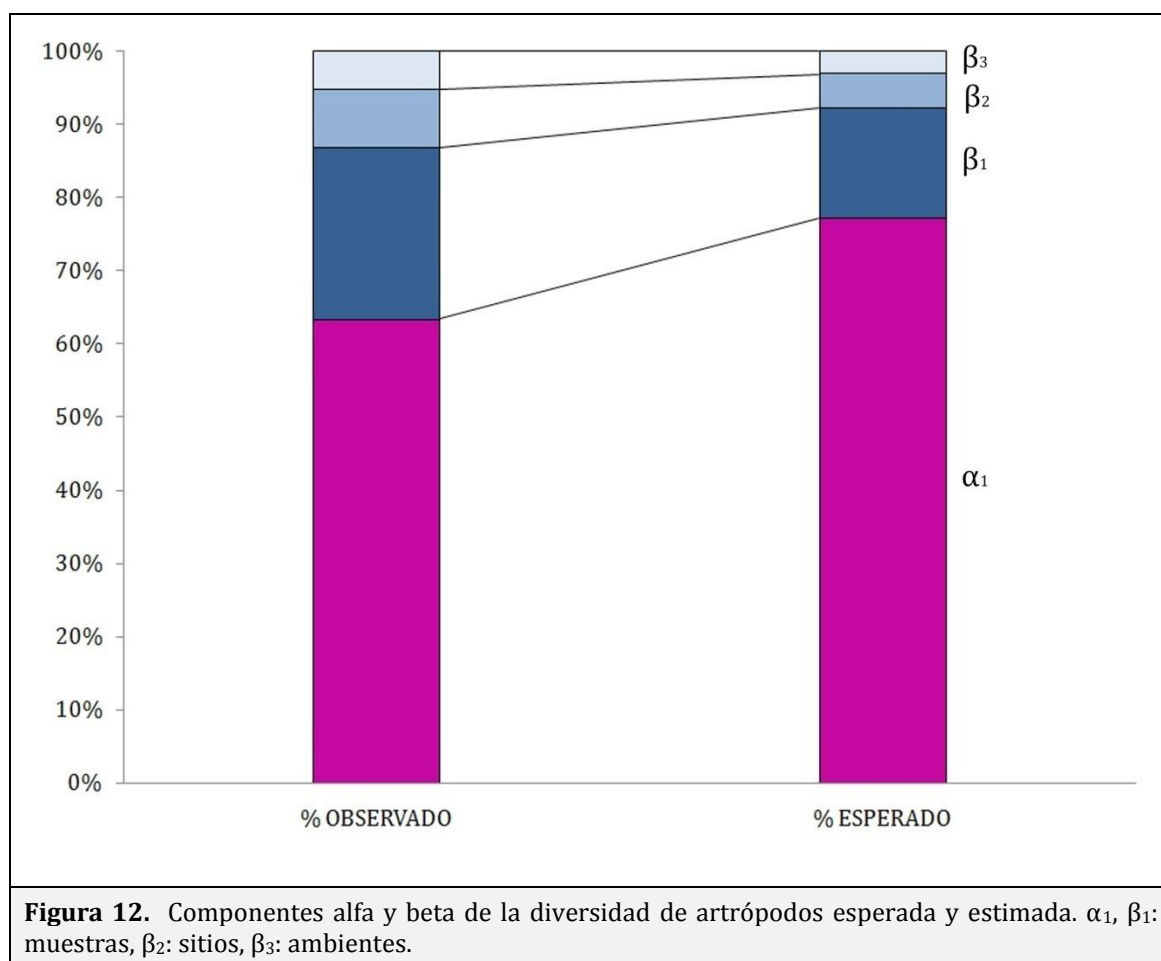


Figura 11. Perfiles de la diversidad de las comunidades de artrópodos estudiadas.

Tabla 7. “Verdadera diversidad” considerando todo el muestreo y en cada ambiente, mostrando los valores de los números efectivos de diversidad observada y estimada, y el porcentaje de completitud de inventario tomando en cuenta los valores de Sobs y ACE (Abundance-based Coverage Estimator).

| | Observado | | | Estimado | | | |
|-----------------------|----------------|----------------|----------------|---------------------------------|------------------------------------|----------------------------------|--------------|
| | ⁰ D | ¹ D | ² D | ⁰ D _(ACE) | ¹ D _(MLE_bc) | ² D _(MVUE) | %completitud |
| TOTAL MUESTREO | 1.242 | 189,1 | 64,18 | 1.828,4 | 198,24 | 64,39 | 67,93% |
| CHACO | 689 | 151,4 | 46,40 | 1.113,1 | 165,79 | 46,75 | 61,90% |
| APIPÉ | 601 | 115,7 | 20,94 | 943,6 | 125,98 | 30,11 | 63,69% |
| SELVA | 694 | 128,4 | 41,07 | 1.043,7 | 137,08 | 41,28 | 66,49% |

Diversidad observada y estimada: ⁰D, ¹D y ²D (denotan medidas de diversidad de orden 0, 1 y 2, respectivamente). Diversidad observada (usando PAST software): ⁰D=S_{obs} (riqueza de especies observada); ¹D= exponencial del índice de Shannon; ²D= inversa del índice de Simpson. Diversidad estimada (usando SPADE software): ⁰D= ACE (Abundance-based Coverage Estimator); ¹D= bias-controlado índice de Shannon; ²D= MVUE (minimum variance unbiased estimator).



La partición multiplicativa de la diversidad mostró que la diversidad alfa observada corresponde al 61,7% de la diversidad total esperada (Figura 12), sin embargo alfa no resultó ser diferente a lo esperado por azar en los tres niveles. En cuanto a la diversidad beta, hubo diferencias significativas en todos los niveles (Tabla 8); lo cual indica que la diversidad beta en cada nivel aportó a la diversidad gamma o diversidad regional. El mayor recambio de especies estuvo dado entre muestras lo que indica que hay numerosos microhábitats en cada sitio que pueden estar siendo ocupados por diferentes especies de artrópodos. Al mismo tiempo, beta del nivel dos, fue mayor que el del tercer nivel, lo cual muestra que habría una mayor diferenciación entre los sitios de un ambiente que entre ambientes entre sí.

Tabla 8. Valores de alfa y beta en tres niveles de partición multiplicativa de la diversidad.

| | | Observado | Esperado |
|---------|------------|------------------|-----------------|
| Nivel 1 | α_1 | 23,67 | 39,5 |
| | β_1 | 8,79 * | 7,7 |
| Nivel 2 | α_2 | 208,07 | 304,15 |
| | β_2 | 2,96 * | 2,4 |
| Nivel 3 | α_3 | 615,33 | 729,96 |
| | β_3 | 1,94 * | 1,6 |

* Valores con diferencias significativas a lo esperado por azar. Nivel 1: *muestras*, Nivel 2: *sitios*, Nivel 3: *ambientes*.

ENSAMBLES DE ARTRÓPODOS Y SUS VARIACIONES

Se recolectaron 21 órdenes de artrópodos, de los cuales Hymenoptera, Araneae, Coleoptera, Hemiptera y Diptera fueron los más ricos en especies (Figura 13, Tabla 9). Al comparar los ambientes estudiados se observó que estos órdenes fueron los que mostraron valores superiores en la riqueza de especies. Considerando la abundancia, además de los grupos mencionados anteriormente se destacaron Collembola y Acari con un elevado número de individuos. Los mecópteros se encontraron exclusivamente en Chaco habiéndose capturado un único ejemplar. Otros grupos también estuvieron representados por muy pocos individuos, posiblemente debido al método de colecta utilizado que captura artrópodos sobre la vegetación, siendo accidental la presencia de isópodos, dermápteros y pseudoescorpiones.

Si bien los himenópteros, arañas, coleópteros, hemípteros y dípteros fueron los grupos más diversos en cuanto a riqueza de especies, se observó un cambio en los ensambles de los artrópodos en los tres ambientes estudiados.

Tabla 9. Abundancia y riqueza de los órdenes de artrópodos presentes en los ambientes estudiados de la provincia de Corrientes.

| | TOTAL | | CHACO | | APIPÉ | | SELVA | |
|-------------------|--------|------|-------|-----|-------|-----|-------|-----|
| | N | S | N | S | N | S | N | S |
| Diptera | 7.973 | 188 | 2.148 | 122 | 2.556 | 111 | 3.269 | 142 |
| Araneae | 3.567 | 259 | 1.579 | 146 | 836 | 114 | 1.152 | 131 |
| Hymenoptera | 2.321 | 273 | 772 | 151 | 681 | 151 | 868 | 155 |
| Collembola | 1.683 | 10 | 320 | 10 | 146 | 7 | 1.217 | 8 |
| Acari | 1.594 | 33 | 493 | 21 | 311 | 21 | 790 | 19 |
| Coleoptera | 885 | 200 | 415 | 102 | 189 | 63 | 281 | 105 |
| Hemiptera | 808 | 193 | 243 | 90 | 322 | 87 | 243 | 96 |
| Trichoptera | 196 | 16 | 29 | 7 | 95 | 11 | 72 | 6 |
| Thysanoptera | 100 | 16 | 53 | 13 | 17 | 3 | 30 | 12 |
| Psocoptera | 48 | 13 | 11 | 7 | 25 | 11 | 12 | 4 |
| Neuroptera | 40 | 7 | 4 | 3 | 23 | 5 | 13 | 5 |
| Dyctioptera | 40 | 8 | 9 | 3 | 28 | 6 | 3 | 1 |
| Ephemeroptera | 28 | 3 | 15 | 3 | 5 | 3 | 8 | 2 |
| Lepidoptera | 25 | 6 | 8 | 3 | 11 | 3 | 6 | 2 |
| Pseudoscorpionida | 23 | 2 | 17 | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 |
| Orthoptera | 10 | 9 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 | 3 |
| Isopoda | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 |
| Odonata | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Embioptera | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| Dermaptera | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 19.348 | 1242 | 6.123 | 689 | 5.254 | 601 | 7.971 | 694 |

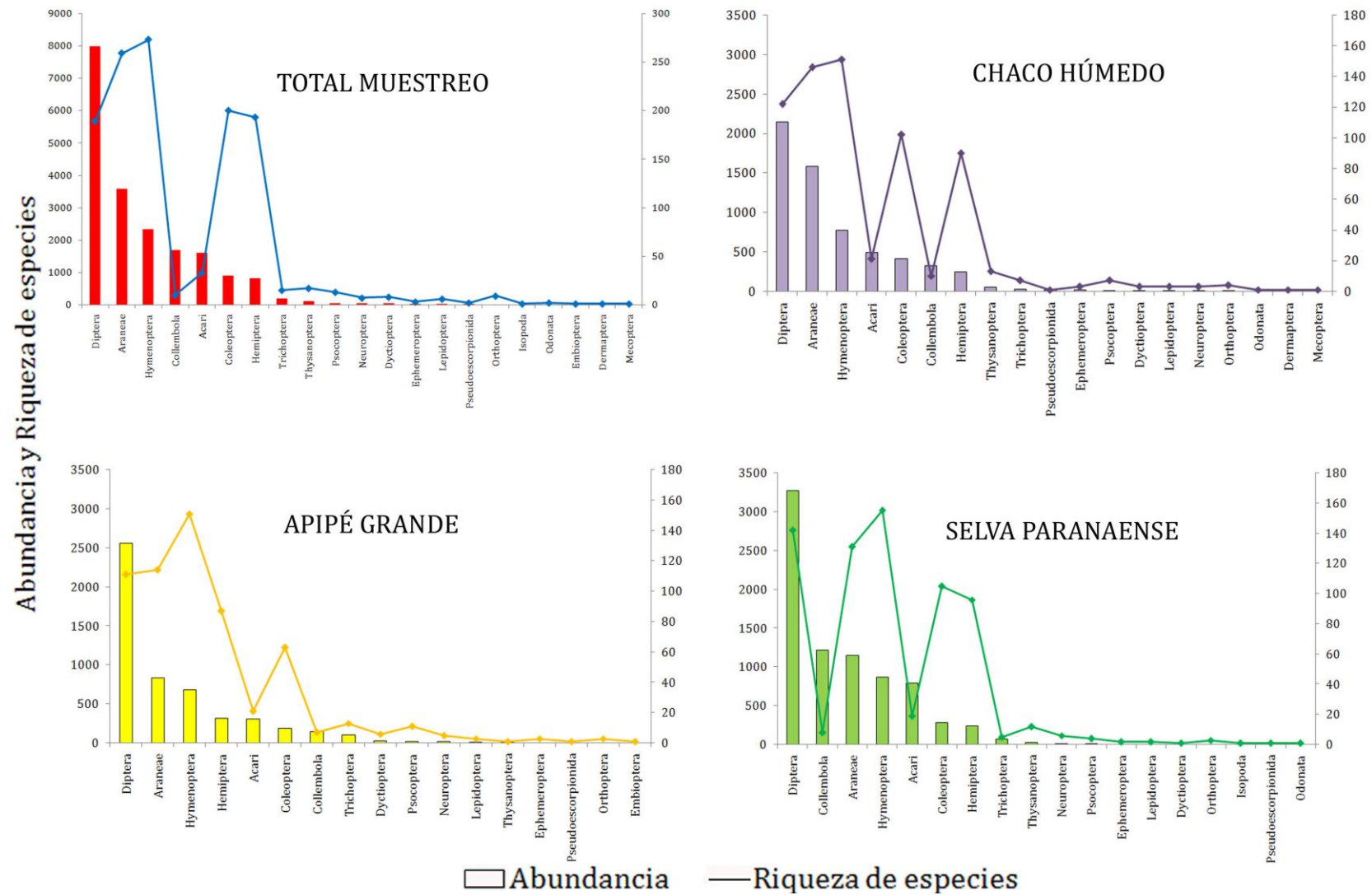


Figura 13. Representación de la abundancia y riqueza de especies de los órdenes de artrópodos presentes en área estudiada. Las barras representan Abundancia y las líneas Riqueza de especies.

Los formícidos fueron el grupo más abundante dentro de los himenópteros en todos los ambientes (Figura 14), con la misma especie dominante en Chaco Húmedo y Selva Paranaense (*Crematogaster sp1*), mientras que otra especie del mismo género (*Crematogaster sp2*) lo fue en Apipé Grande. Otras tres familias exclusivamente de parasitoides fueron abundantes en todos los ambientes: Braconidae, Eulophidae y Scelionidae. Las hormigas también presentaron el mayor número de especies en Chaco y Selva; mientras que en Apipé fueron los braconidos. La riqueza de especies de himenópteros fue prácticamente la misma en los tres ambientes (con cuatro especies más en Selva que en Chaco y Apipé).

La comunidad de arañas de Chaco presentó el mayor número de especies y la mayor abundancia en comparación a los otros dos ambientes, siendo Apipé quien presentó los menores valores (Figura 15). La familia con mayor número de especies en los tres ambientes fue Araneidae, la que a su vez fue la más abundante en Apipé Grande (34%), Linyphiidae representó el 45% del total de arañas de Chaco, mientras que en Selva Paranaense, tanto Linyphiidae (21%), Araneidae (19%), Anyphaenidae (18%) y Theridiidae (16%) mostraron abundancias similares. Theridiidae y Salticidae fueron ricas en especies en todos los ambientes.

El mayor porcentaje de coleópteros fue registrado en Chaco (46%) y el menor en Apipé Grande (22%), mostrando la Selva Paranaense una mayor diversidad de ellos en el área de estudio. Chrysomelidae fue la familia con más representantes tanto en Chaco como en Selva Paranaense, mientras que en Apipé dominó Curculionidae (Figura 16).

Dentro del orden Hemiptera (Figura 17), los cicadélidos fueron los más representativos tanto en riqueza de especies como en abundancia, seguidos de los míridos que en los tres ambientes presentaron la mayor riqueza específica. El resto de las familias, si bien no fueron abundantes, mostraron cambios en su abundancia relativa en los distintos ambientes. Mientras que algunas resultaron exclusivas de algún ambiente, otras se encontraron ausentes en alguno de ellos. La riqueza y abundancia de hemípteros en Chaco y Selva fue similar, mientras que en Apipé se obtuvo la mayor abundancia y la menor riqueza.

Selva Paranaense obtuvo los valores más altos en número de especies e individuos de dípteros, seguido por Chaco en cuanto a la riqueza y Apipé a la abundancia. Los quironómidos mostraron una destacada dominancia en los tres ambientes, con abundancias marcadamente superiores al resto de las familias (Chaco: 43%, Apipé: 66%,

Selva: 34%). En Apipé y Selva Paranaense, Ceratopogonidae presentó el mayor número de especies, mientras que en el Chaco ellos con los clorópidos estuvieron representados por 18 especies cada uno (Figura 18). Ciertas familias fueron recolectadas exclusivamente en un solo ambientes, por ejemplo Bibionidae, Bombylidae y Lauxaniidae en Selva Paranaense, Chamaemyiidae y Ephydriidae en Chaco; en cambio Micropezidae y Ragonidae en Apipé Grande (Anexo Tabla 1).

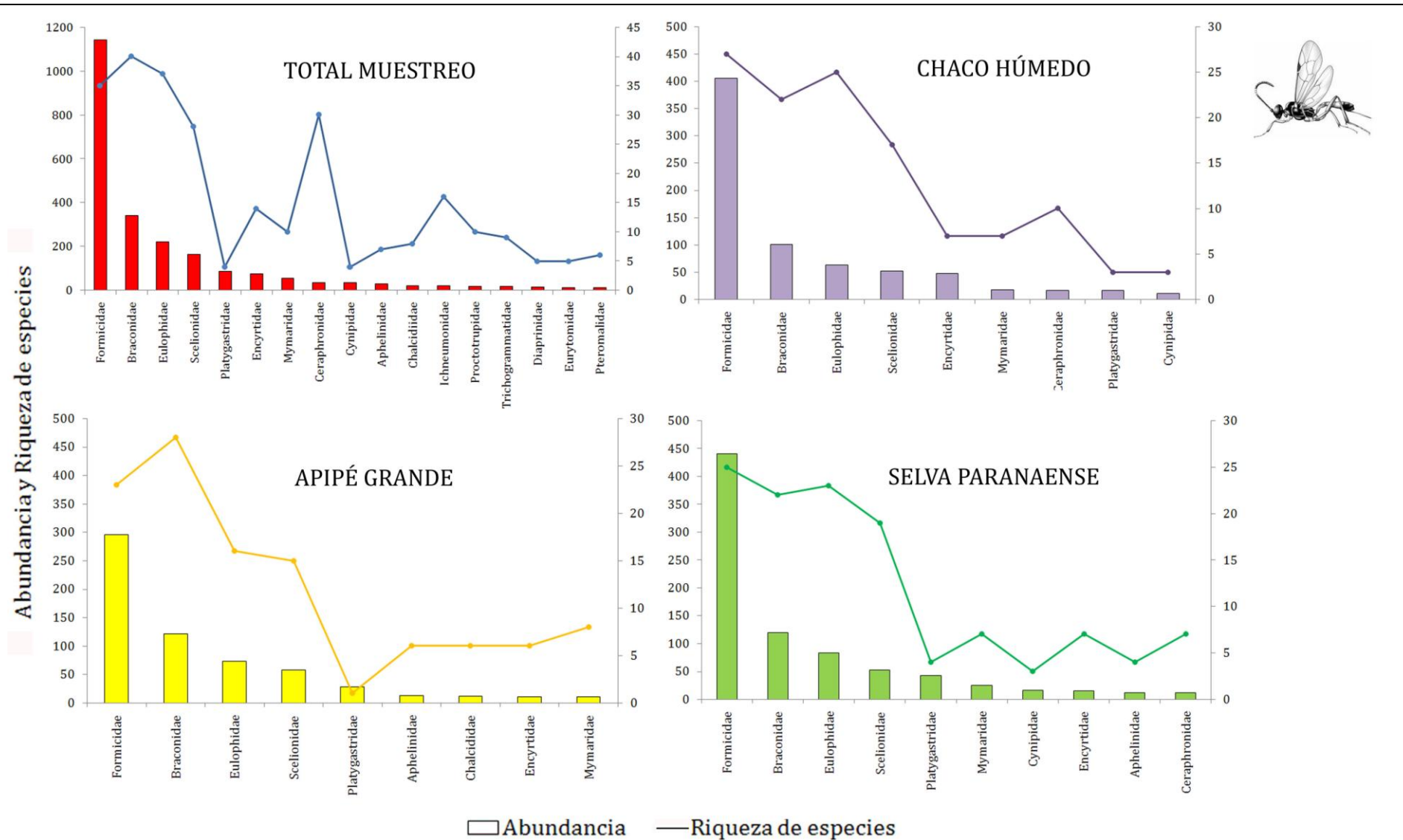


Figura 14. Abundancia y riqueza de especies de las familias de himenópteros más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina. Se muestran las familias con abundancias superiores a 10 individuos. Las barras representan Abundancia y las líneas Riqueza de especies.

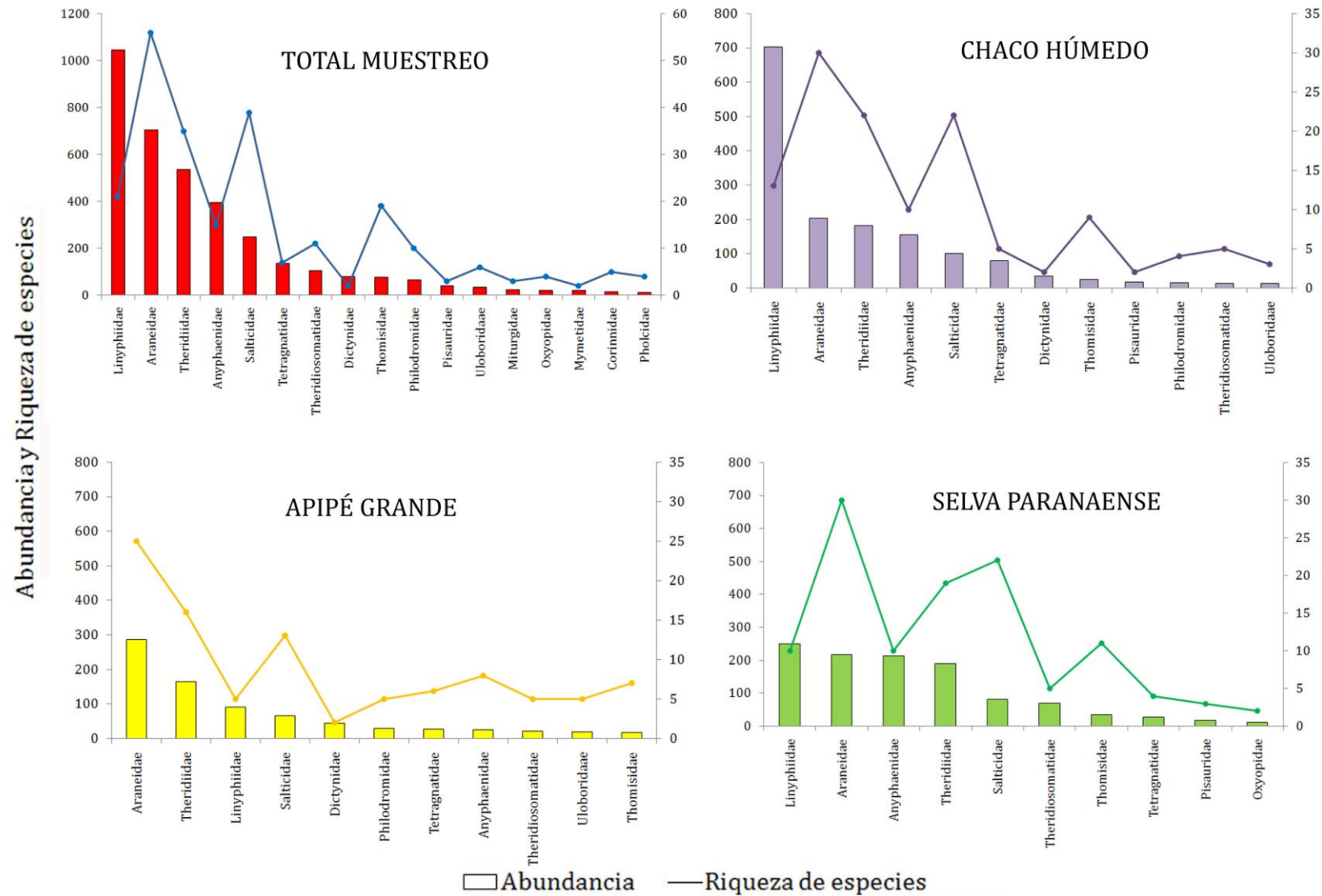
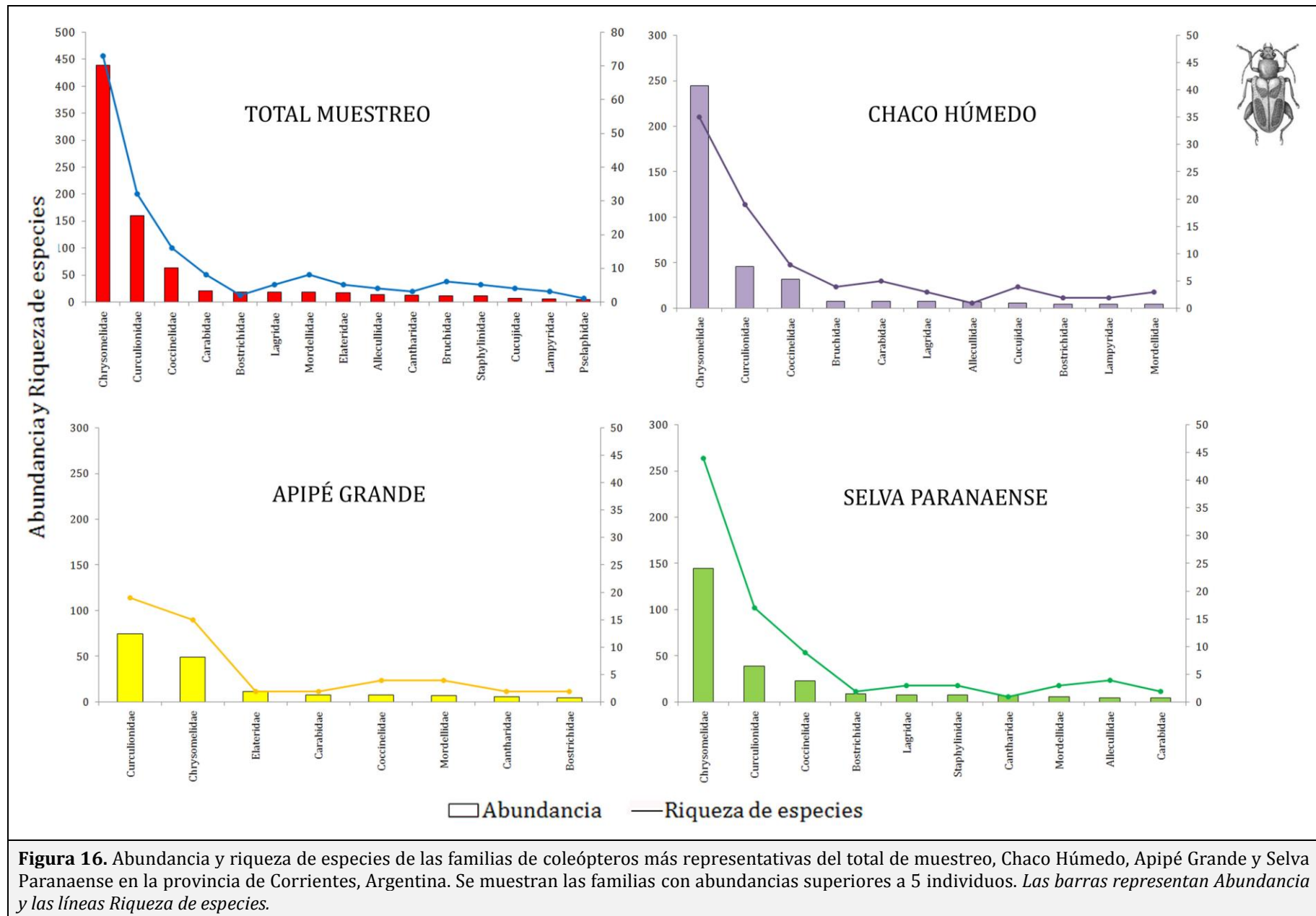


Figura 15. Abundancia y riqueza de especies de las familias de arañas más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina. Se muestran las familias con abundancias superiores a 10 individuos. Las barras representan Abundancia y las líneas Riqueza de especies.



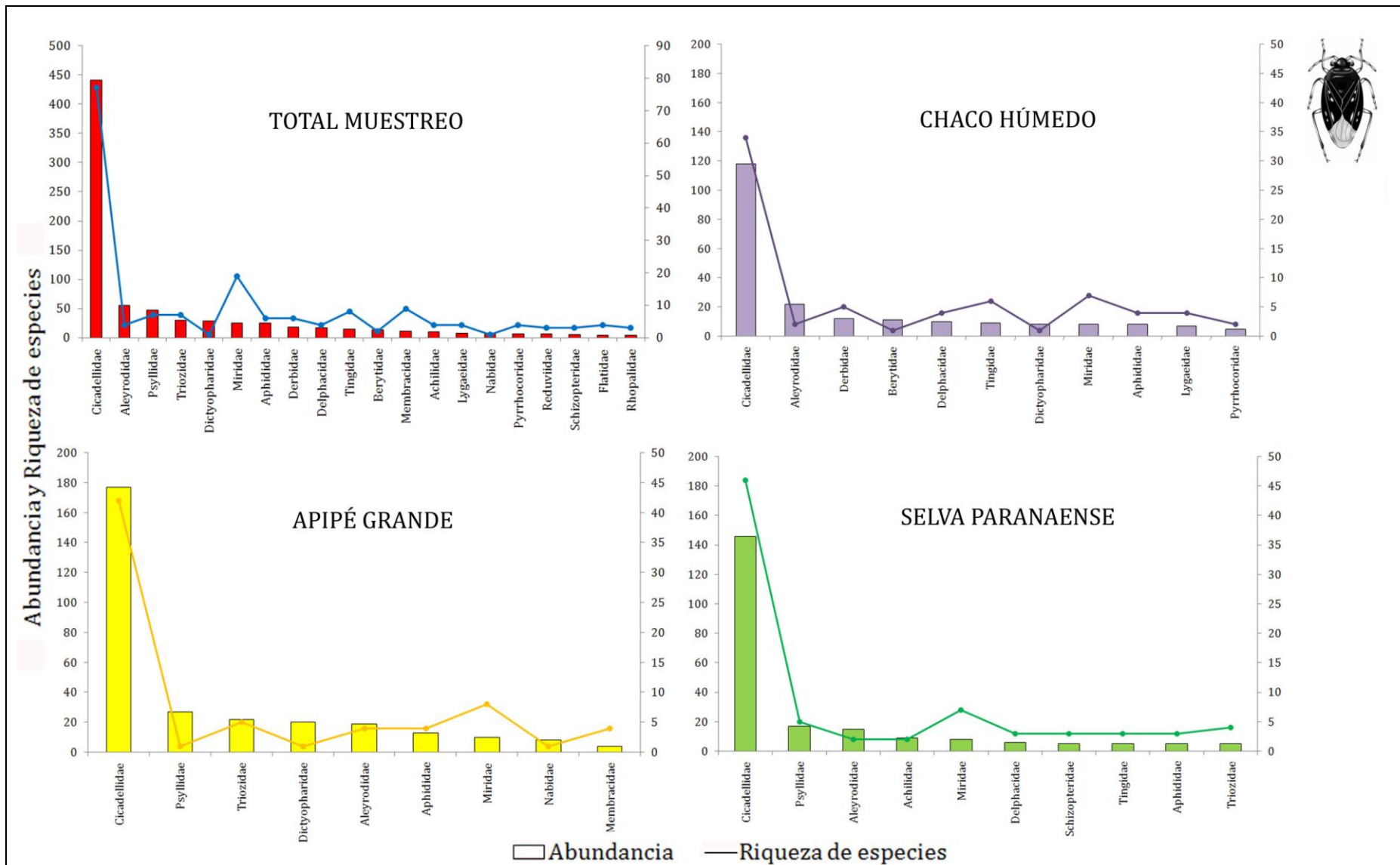


Figura 17. Abundancia y riqueza de especies de las familias de hemípteros más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina. Se muestran las familias con abundancias superiores a 5 individuos. Las barras representan Abundancia y las líneas Riqueza de especies.

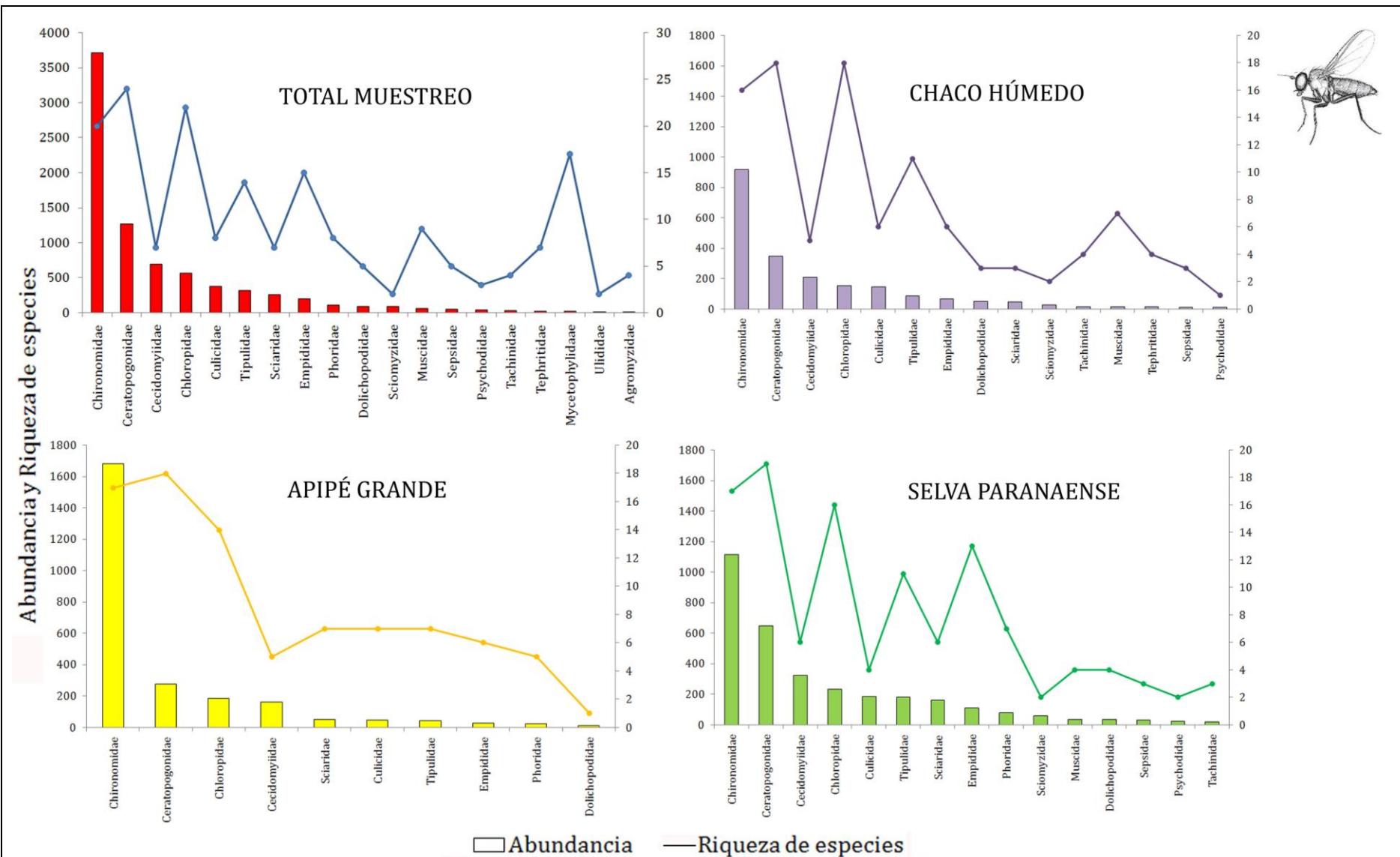


Figura 18. Abundancia y riqueza de especies de las familias de dípteros más representativas del total de muestreo, Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense en la provincia de Corrientes, Argentina. Se muestran las familias con abundancias superiores a 10 individuos. Las barras representan Abundancia y las líneas Riqueza de especies.

A fin de completar la caracterización de los ensambles de artrópodos se comparó la abundancia y riqueza de especies de artrópodos entre estaciones, evidenciándose que la diversidad fue mayor en primavera, obteniéndose resultados similares al comparar entre estaciones y ambientes (Figura 19). Tanto los patrones de riqueza de especies como los de abundancia fueron similares entre las dos estaciones, siendo la selva la que obtuvo los mayores valores de dichos atributos en ambas estaciones.

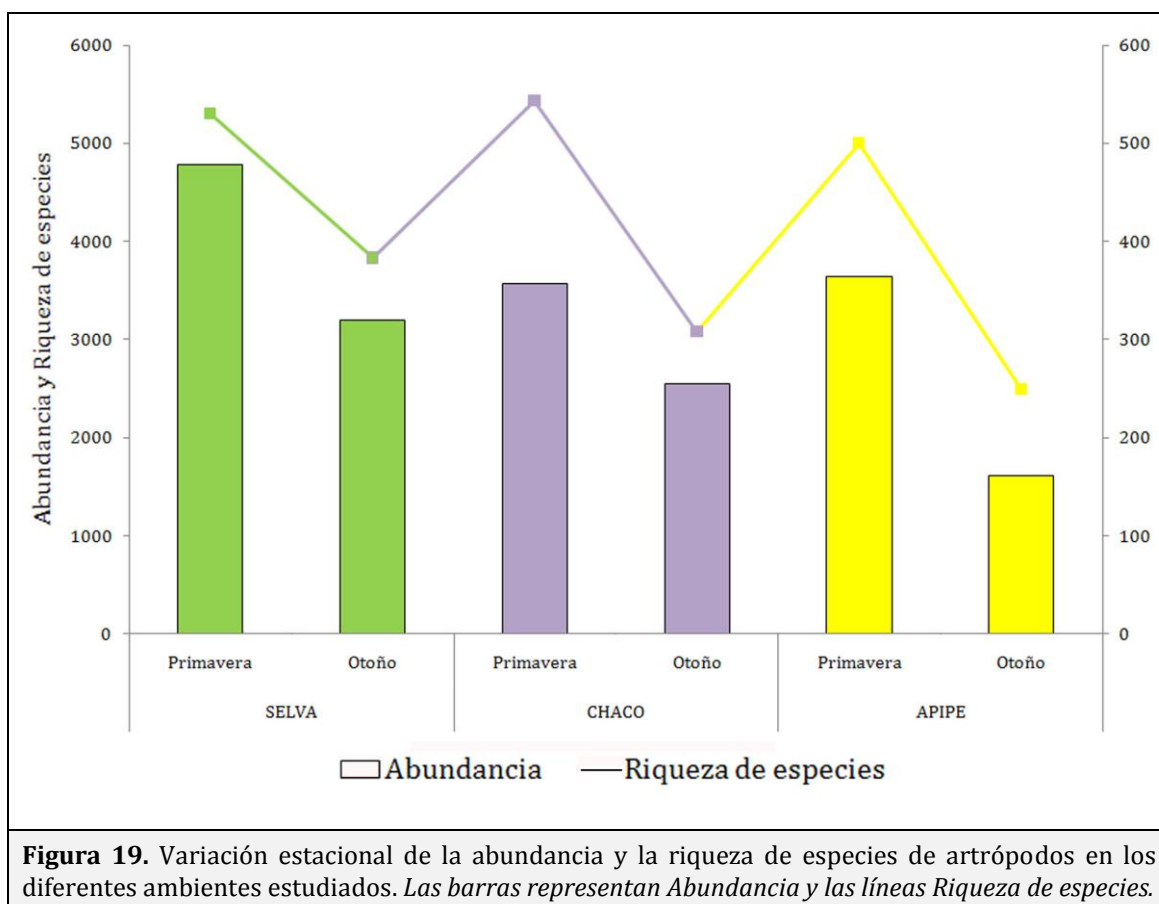
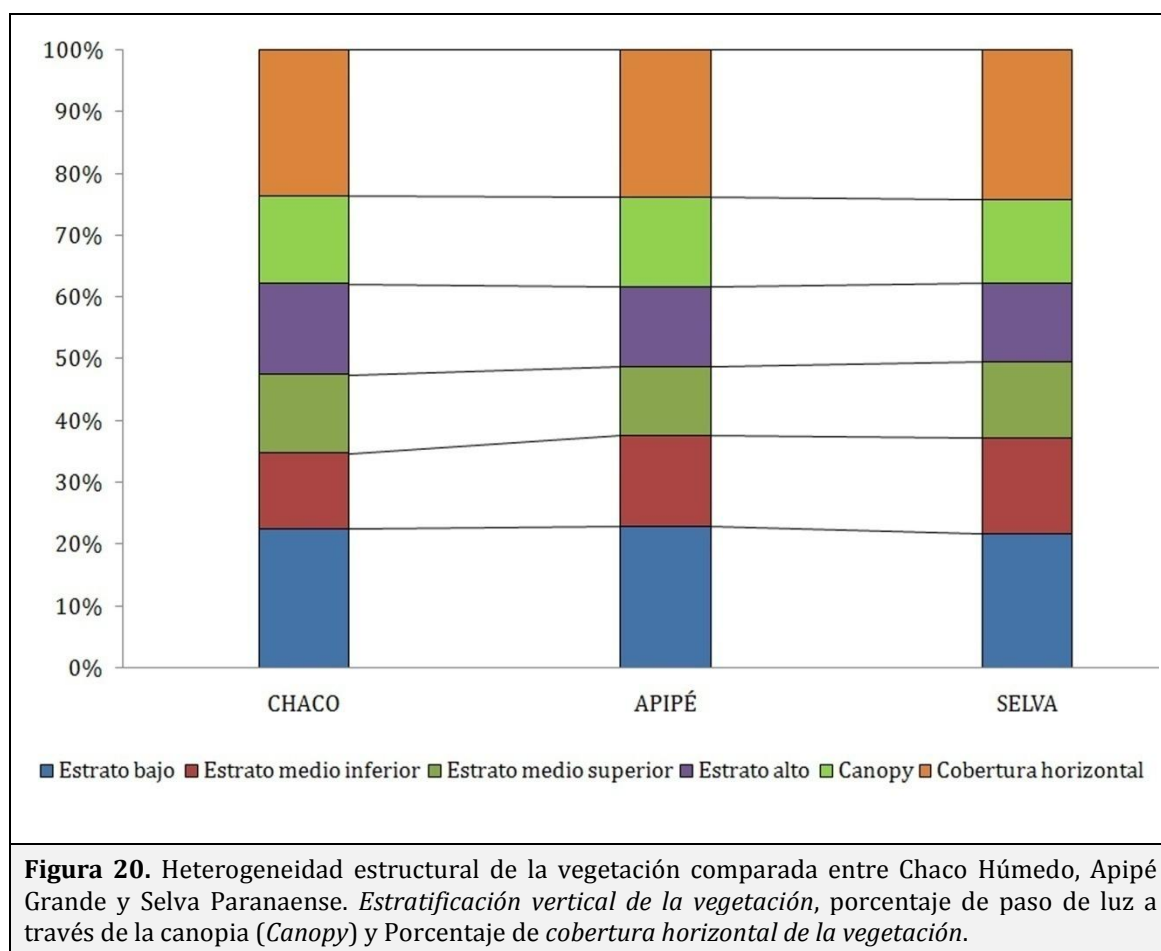


Figura 19. Variación estacional de la abundancia y la riqueza de especies de artrópodos en los diferentes ambientes estudiados. Las barras representan Abundancia y las líneas Riqueza de especies.

RELACIÓN ENTRE LA COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL DE LA VEGETACIÓN Y LA DIVERSIDAD DE ARTRÓPODOS

Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la heterogeneidad estructural de la vegetación teniendo en cuenta los porcentajes de cobertura vertical, porcentaje de cobertura horizontal y porcentaje de luz que atraviesa la canopia, entre los sitios de Chaco y Selva (KW: $H=7,035$ $p=0,0083$) y los sitios de Apipé y Selva ($H=12,07$ $p=0,00053$), mientras que entre sitios de Chaco y Apipé no se encontraron diferencias significativas (KW: $H=1,257$ $p=0,26$). El porcentaje de cobertura por estrato, porcentaje de cobertura horizontal y canopia comparados entre ambientes y sitios de cada ambiente se muestra en las Figuras 20 y 21, respectivamente.



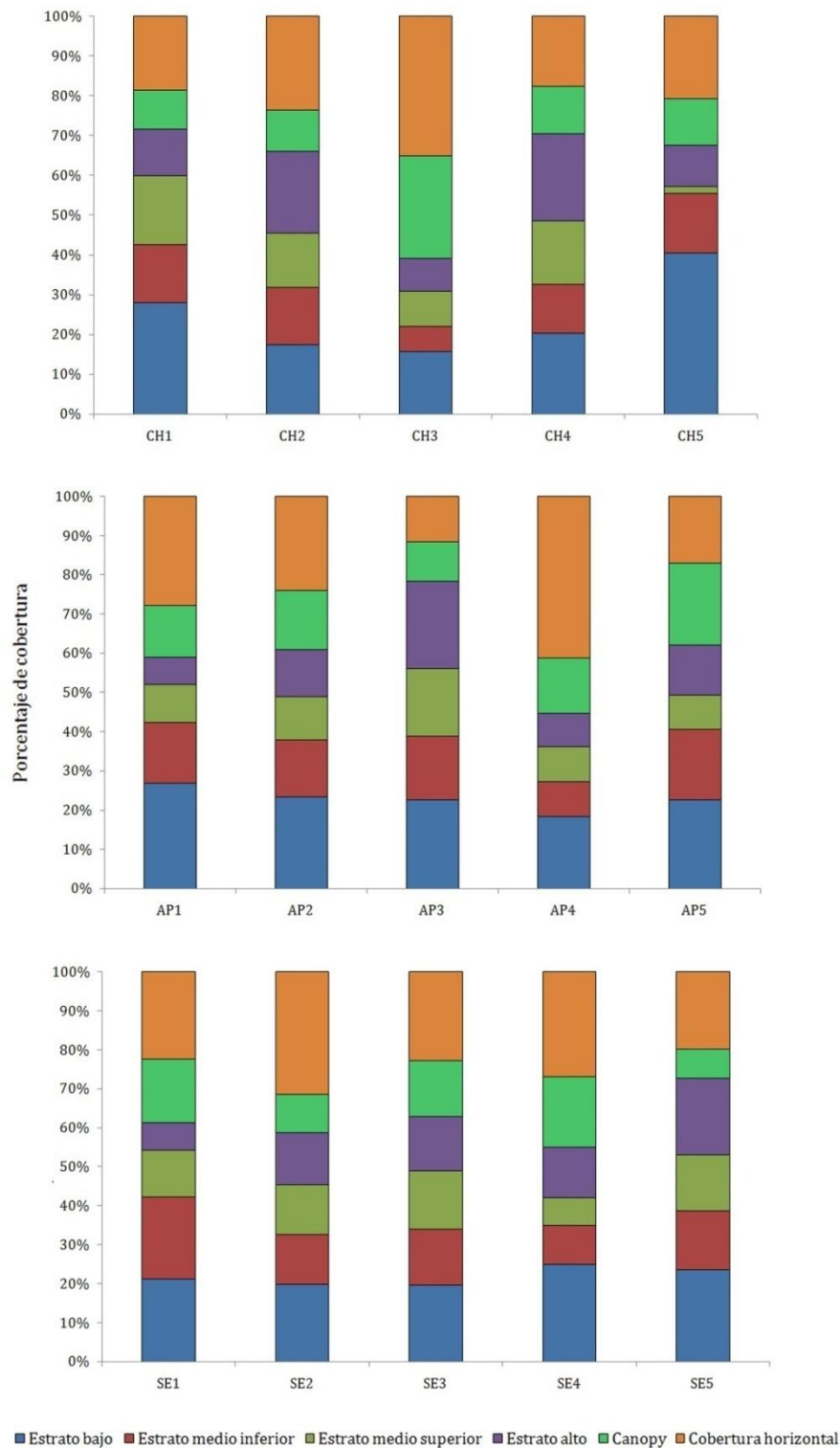
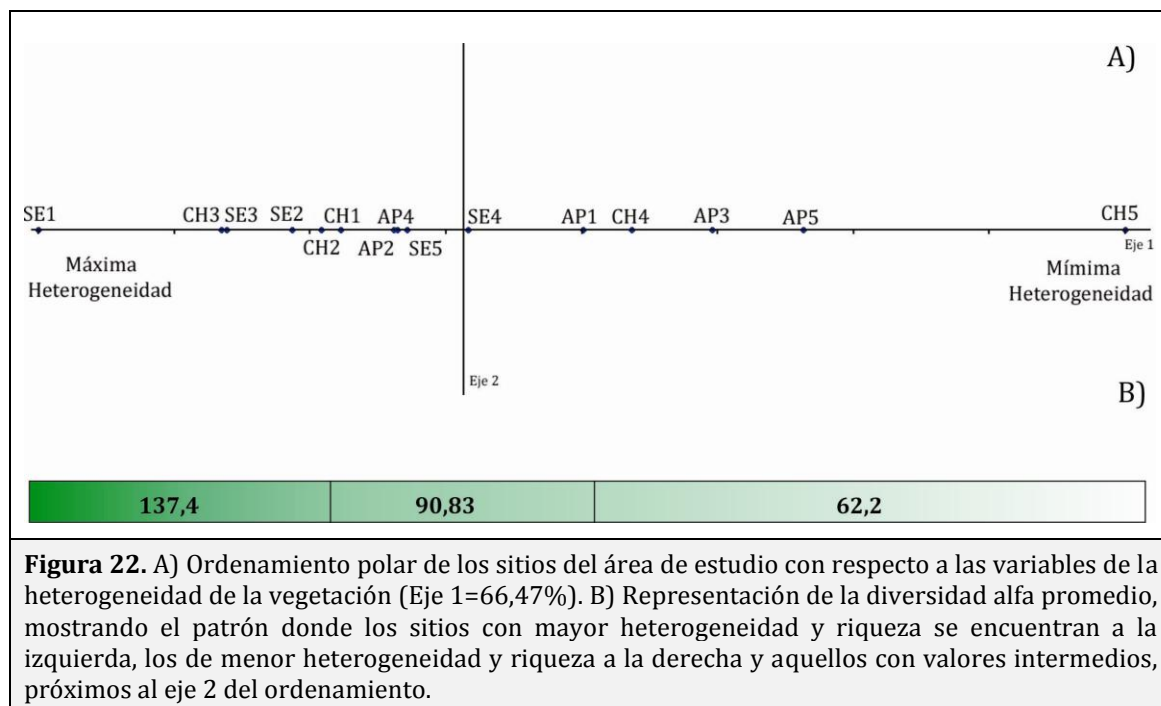


Figura 21. Heterogeneidad estructural de la vegetación comparada entre sitios de Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense. *Estratificación vertical de la vegetación*, porcentaje de paso de luz a través de la canopy (*Canopy*) y Porcentaje de *cobertura horizontal de la vegetación*.



El ordenamiento polar (Figura 22 A) mostró que los sitios se ordenaron sobre el primer eje (66,47% de la variabilidad total), donde el sitio 1 de Selva Paranaense (SE1), en el extremo izquierdo, presentó la mayor heterogeneidad en cuanto a estructura de la vegetación, mientras que en el extremo opuesto, el sitio 5 de Chaco Húmedo (CH5) mostró una baja heterogeneidad. Los puntos próximos al segundo eje del ordenamiento poseen una heterogeneidad de hábitat intermedia. Asimismo, al analizar la riqueza específica de los sitios, se observó un patrón donde los mayores valores se encuentran a la izquierda del ordenamiento, con SE1 registrando el valor más elevado ($S=213$), a la derecha se ordenaron los sitios con menores valores de riqueza de especies y cercanos al centro aquellos con valores intermedios de riqueza intermedia (Figura 22 B). El ordenamiento de los sitios sobre el eje 1 demuestra que los sitios de Selva Paranaense fueron estructuralmente más similares entre sí que los sitios de Chaco Húmedo, mientras que la isla presentó un nivel de variación estructural intermedio.

De acuerdo con el Test de Mantel, la distancia geográfica mostró una correlación entre Chaco-Selva ($R=0,3437$, $p=0,0122$), mientras que no hubo diferencias significativa en la correlación entre Chaco-Apipé y Selva-Apipé (Tabla 10).

Tabla 10. Valores del coeficiente de correlación (R) obtenido a partir de prueba de Mantel entre matrices de distancia, considerando la distancia geográfica entre ambientes.

| Distancia geográfica | |
|----------------------|---------|
| CHACO - APIPÉ | NS |
| CHACO - SELVA | 0,3437* |
| APIPÉ - SELVA | NS |

* Valores que presentaron diferencias significativas $p<0,05$; NS: Valores que no presentaron diferencias significativas $p>0,05$.

No se encontró correlación entre la similitud de las comunidades de artrópodos con respecto a la estructura vertical y horizontal de la vegetación y al “canopy”, no obstante, se pudo determinar que la variable que estuvo relacionada con la estructura de las comunidades de artrópodos en los tres ambientes fue el NDVI ($R=0,2993$, $p=0,008$). Al combinar las matrices de distancia de las variables % de cobertura horizontal, % de cobertura vertical y Canopy, no se encontró correlaciones con la matriz de composición de los ensambles de artrópodos. Sin embargo siempre que estuvo incluido el NDVI en el análisis, se observó diferencias significativas en la correlación (Tabla 11).

Tabla 11. Valores del coeficiente de correlación (R) obtenido a partir de prueba de Mantel entre matrices de distancia, considerando las variables de hábitat en los ambientes.

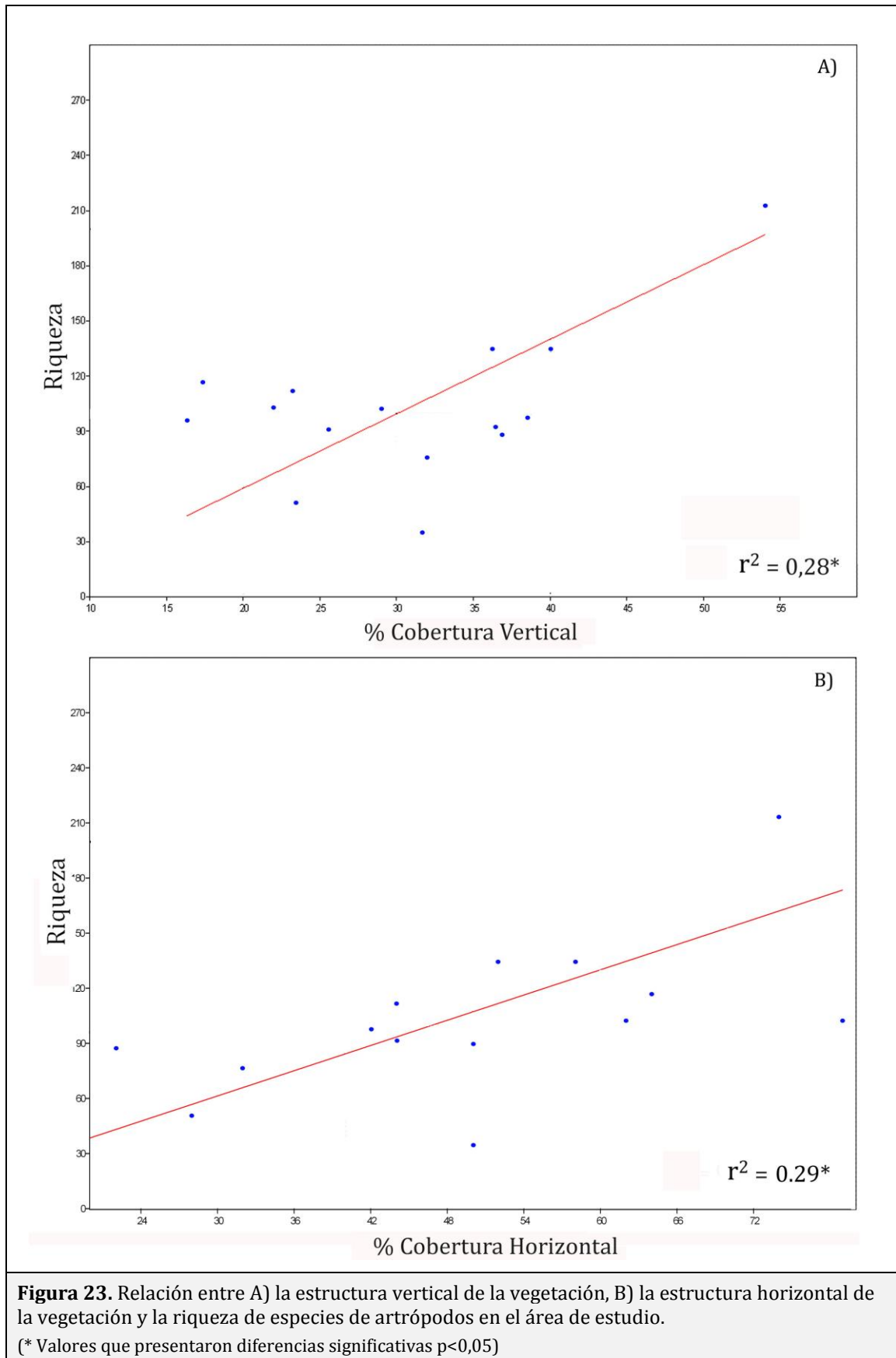
| | | Ambientes |
|-------------------------------------|--------------------------------|-----------|
| Combinación de variables de hábitat | NDVI | 0,2993* |
| | NDVI - %CVe | 0,2990* |
| | NDVI - %CHo | 0,2993* |
| | NDVI - Ca | 0,2986* |
| | NDVI - %CVe - %CHo - Ca | 0,2985* |
| | %CVe | NS |
| | %CVe - %CHo | NS |
| | %CVe - Ca | NS |
| | %CVe - %CHo - Ca | NS |
| | %CHo - Ca | NS |
| | Ca | NS |

NDVI: Índice de vegetación diferencial normalizado; **%CVe:** porcentaje de cobertura vertical; **CHo:** porcentaje de cobertura horizontal; **Ca:** Canopy. (* Valores que presentaron diferencias significativas $p<0,05$; NS: Valores que no presentaron diferencias significativas $p>0,05$).

La riqueza de especies presentó una relación positiva con la estructura tanto vertical como horizontal de la vegetación (Figura 23, Tabla 12), por lo que sitios con mayor cobertura vegetal presentaron mayor riqueza de especies. El resto de las variables analizadas no obtuvieron valores significativos en la regresión lineal simple.

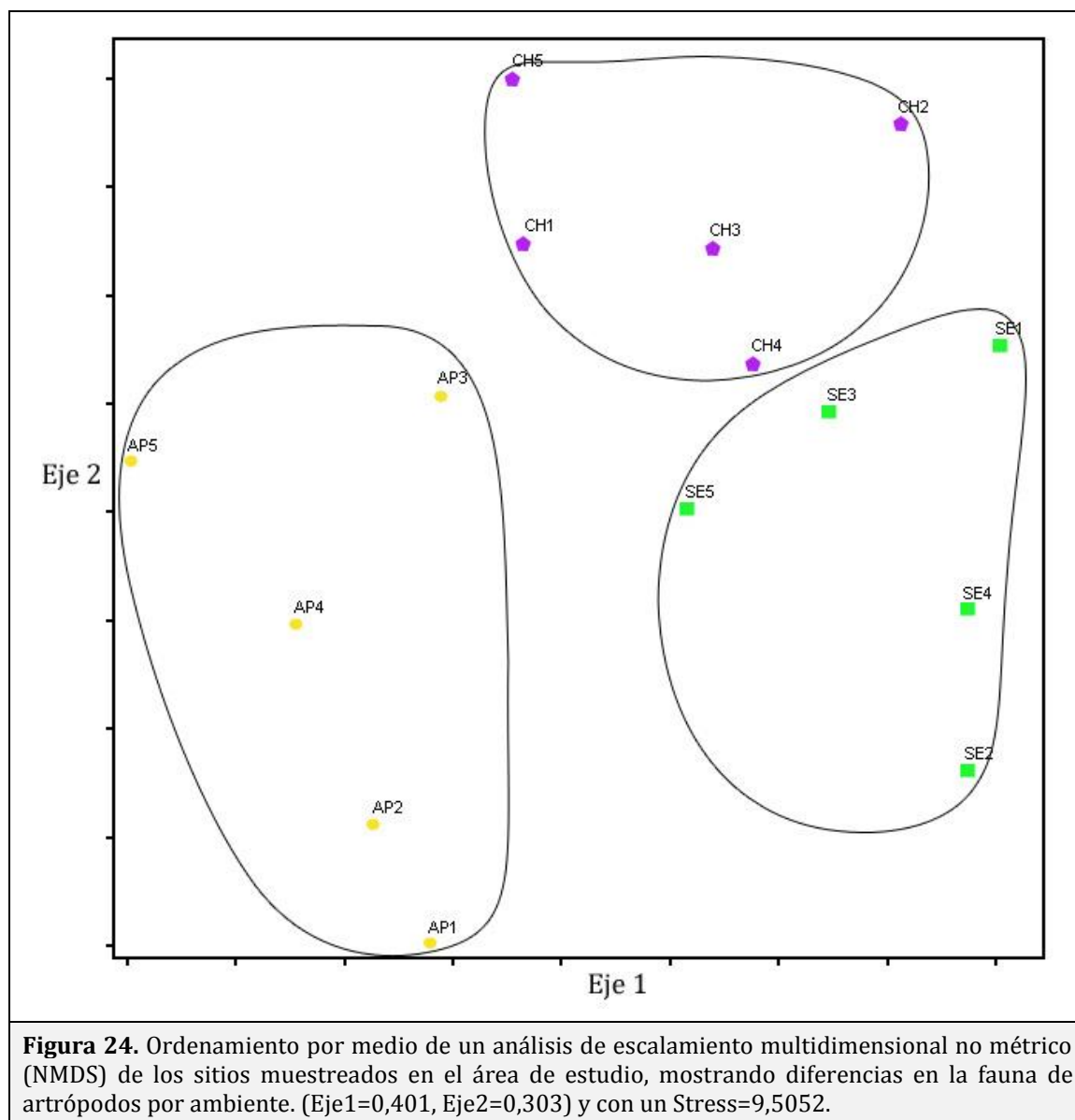
Tabla 12. Valores de los parámetros, r^2 y p de las regresiones lineales simples

| | Riqueza vs %Cve | Riqueza vs % CHO |
|---|-----------------|------------------|
| <i>a</i> | 4,06 | 2,29 |
| <i>b</i> | -22,37 | 7,03 |
| r^2 | 0,28 | 0,29 |
| <i>p</i> | 0,04 | 0,03 |
| %Cve: porcentaje de cobertura vertical; %CHO: porcentaje de cobertura horizontal. | | |



EFECTO INSULAR

En el ordenamiento resultante del NMDS se pudo reconocer tres grupos (Figura 24), correspondientes a cada uno de los ambientes estudiados. El ordenamiento en dos ejes explicó poco más del 70% de la varianza (Eje 1=0,401, Eje 2=0,303) y con un Stress final de 9,50. El procedimiento de permutación multirespuesta (MRPP) comprobó la existencia de los tres grupos con una diferencia altamente significativa entre las comunidades de artrópodos analizadas ($A=0,2094$, $p=0,00049$). El primer eje del ordenamiento separó los sitios de los ambientes “continentales” de los de “isla”, mientras que el segundo eje mostró una variación sin revelar un patrón evidente en la distribución de los puntos.



Las comunidades de artrópodos de los tres ambientes estudiados compartieron muy pocas especies, tan sólo 223, pues sus ensambles mostraron un elevado valor de disimilitud ($1-C_{33}=0,822$), llegando hasta valores de complementariedad del 65% entre Chaco y Selva (Tabla 13), ambientes que presentaron la mayor similitud ($C_{22}=0,550$). Apipé resultó ser la comunidad más disímil, presentando una similitud con Chaco del 36% ($1-C_{22}=0,639$) y con Selva del 29% ($1-C_{22}=0,710$).

Tabla 13. Porcentaje de complementariedad entre ambientes según el índice de complementariedad de Colwell & Coddington (1994).

| | CHACO | APIPÉ | SELVA |
|-------|-------|-------|-------|
| CHACO | - | (299) | (355) |
| APIPÉ | 70% | - | (310) |
| SELVA | 65% | 69% | - |

Entre paréntesis se presenta el número de especies compartidas.

A su vez, se registró un recambio de especies en los sitios de un mismo ambiente, donde los valores de similitud (Morisita-Horn) variaron entre el 15% ($1-C_{25}=0,850$) entre los sitios de Apipé, hasta el 61% ($1-C_{25}=0,387$) entre los sitios de Chaco, mientras que el 35% ($C_{25}=0,646$) se observó entre los sitios de Selva.

La similitud entre los sitios de Chaco y Apipé estuvo dada en su mayoría por fauna compartida por los sitios CH1, CH2, CH3, CH4 y CH5 (sitios de Chaco) y el sitio AP3 y AP5 de Apipé (Tabla 14), ya que cuando se consideraron ellos, de manera conjunta, los valores de similitud llegaron al 71% ($C_{22}=0,708$).

El grupo de especies compartido entre los tres ambientes se trató, en la mayoría, de especies dominantes, correspondientes a diversas familias de las cuales las más representativas fueron Cecidomyiidae, Ceratopogonidae, Chironomidae, Chloropidae, Culicidae, Tipulidae, Entomobryidae, Oribatidae, Braconidae, Sciaridae, Formicidae, Anyphaenidae, Araneidae, Linyphiidae y Theridiidae. Algunas de estas familias poseen una alta capacidad de dispersión, mientras que otras tienen una capacidad limitada, por lo que la similitud debería ser explicada no sólo por dispersión sino también por otros factores como filtros ambientales determinísticos o fuerzas bióticas que contribuyen a estructurar las comunidades de artrópodos (Tabla 15).

Tabla 14. Similitud (Morisita-Horn) entre sitios de Chaco, Apipé Grande y Selva Paranaense.

| | CH1 | CH2 | CH3 | CH4 | CH5 | AP1 | AP2 | AP3 | AP4 | AP5 | SE1 | SE2 | SE3 | SE4 | SE5 |
|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|-----|
| CH1 | - | 56% | 63% | 52% | 50% | 22% | 11% | 38% | 8% | 47% | 54% | 14% | 25% | 11% | 71% |
| CH2 | - | - | 83% | 59% | 76% | 23% | 12% | 65% | 7% | 37% | 55% | 19% | 35% | 14% | 66% |
| CH3 | - | - | - | 62% | 67% | 35% | 15% | 61% | 22% | 44% | 59% | 25% | 39% | 16% | 71% |
| CH4 | - | - | - | - | 49% | 38% | 13% | 55% | 11% | 41% | 43% | 22% | 58% | 37% | 58% |
| CH5 | - | - | - | - | - | 19% | 15% | 56% | 7% | 40% | 28% | 32% | 27% | 15% | 72% |
| AP1 | - | - | - | - | - | - | 15% | 24% | 7% | 21% | 31% | 28% | 16% | 15% | 40% |
| AP2 | - | - | - | - | - | - | - | 15% | 7% | 12% | 12% | 24% | 11% | 7% | 18% |
| AP3 | - | - | - | - | - | - | - | - | 22% | 41% | 53% | 18% | 43% | 17% | 49% |
| AP4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 16% | 9% | 7% | 11% | 5% | 8% |
| AP5 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 37% | 27% | 24% | 18% | 51% |
| SE1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 23% | 36% | 13% | 50% |
| SE2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 25% | 25% | 44% |
| SE3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 82% | 32% |
| SE4 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 18% |

La similitud analizada por la medida de Raup-Crick (Tabla 15) mostró que la dispersión es un factor que estuvo influyendo en la estructuración de las comunidades de los ambientes “continentales” (Chaco y Selva) y la “isla”, sobre todo la dispersión fue notable entre Apipé y Chaco, menor entre Selva y Apipé, y muy baja entre Chaco y Selva. A su vez, dentro de un mismo ambiente, las comunidades de artrópodos fueron muy diferentes entre los sitios considerados, probablemente a que entre ellos la dispersión no fue tan fuerte, mientras que sí lo fueron fuerzas bióticas que ayudaron a estructurar comunidades diferentes en sitios adyacentes.

Entre los dípteros, de acuerdo con el análisis de SIMPER (Tabla 16), las familias que más aportaron a la disimilitud de la fauna entre los ambientes estudiados fueron Chironomidae, Ceratopogonidae y Cecidomyiidae. Linyphiidae (dominante en Chaco), Araneidae (en Apipé) y Anyphaenidae (en Selva Paranaense) fueron las familias de arañas que más contribuyeron a la disimilitud entre los ambientes. En cuanto a los himenópteros, Formicidae fue la familia dominante, mostrando que las especies *Crematogaster sp1.*, *Crematogaster sp2.*, *Pheidole sp.* y *Brachymyrmex sp.* mostraron diferentes abundancias entre los ambientes estudiados.

Tabla 15. Similitud entre sitios. La parte inferior contiene los valores originales de la medida de Raup-Crick y la parte superior posee los valores modificados de la medida de Raup-Crik (β_{RC}) de acuerdo con Chase *et al.* (2011)

| | CH1 | CH2 | CH3 | CH4 | CH5 | AP1 | AP2 | AP3 | AP4 | AP5 | SE1 | SE2 | SE3 | SE4 | SE5 |
|-----|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|--------|
| CH1 | 1 | 0,964 | 0,998 | 0,999 | 0,837 | 0,168 | 0,083 | 0,146 | 0,528 | 0,998 | 0,659 | -0,052 | 0,779 | 0,138 | 0,835 |
| CH2 | 0,982 | 1 | 0,947 | 0,994 | 0,897 | -0,778 | -0,984 | -0,626 | -0,999 | 0,895 | 0,936 | 0,217 | 0,987 | 0,915 | 0,828 |
| CH3 | 0,999 | 0,9735 | 1 | 1 | 0,39 | 0,059 | -0,111 | 0,137 | 0,127 | 0,964 | 0,7 | -0,369 | 0,991 | 0,038 | 0,784 |
| CH4 | 0,9995 | 0,997 | 1 | 1 | 0,65 | 0,863 | 0,245 | 0,055 | 0,67 | 1 | 0,907 | 0,959 | 1 | 0,993 | 1 |
| CH5 | 0,9185 | 0,9485 | 0,695 | 0,8525 | 1 | -0,865 | -0,251 | -0,496 | -0,979 | 0,835 | -0,529 | -0,854 | -0,624 | -0,933 | -0,701 |
| AP1 | 0,584 | 0,111 | 0,5295 | 0,9315 | 0,0675 | 1 | 0,994 | 0,453 | 0,699 | 0,999 | -0,203 | -0,194 | 0,695 | -0,598 | 0,407 |
| AP2 | 0,5415 | 0,008 | 0,4445 | 0,6225 | 0,3745 | 0,997 | 1 | 1 | 1 | 0,999 | -0,826 | 0,95 | 0,773 | 0,415 | 0,844 |
| AP3 | 0,573 | 0,187 | 0,5685 | 0,5275 | 0,252 | 0,7265 | 1 | 1 | 0,993 | 0,994 | -0,487 | 0,448 | 0,941 | -0,925 | 0,117 |
| AP4 | 0,764 | 0,0005 | 0,5635 | 0,835 | 0,0105 | 0,8495 | 1 | 0,9965 | 1 | 0,998 | -0,987 | 0,384 | -0,693 | -0,352 | 0,073 |
| AP5 | 0,999 | 0,9475 | 0,982 | 1 | 0,9175 | 0,9995 | 0,9995 | 0,997 | 0,999 | 1 | 0,647 | 0,971 | 0,968 | 0,978 | 1 |
| SE1 | 0,8295 | 0,968 | 0,85 | 0,9535 | 0,2355 | 0,3985 | 0,087 | 0,2565 | 0,0065 | 0,8235 | 1 | -0,254 | 0,998 | 0,968 | 0,967 |
| SE2 | 0,474 | 0,6085 | 0,3155 | 0,9795 | 0,073 | 0,403 | 0,975 | 0,724 | 0,692 | 0,9855 | 0,973 | 1 | 0,994 | 0,998 | 0,517 |
| SE3 | 0,8895 | 0,9935 | 0,9955 | 1 | 0,188 | 0,8475 | 0,8665 | 0,9705 | 0,1535 | 0,984 | 0,999 | 0,997 | 1 | 0,984 | 0,786 |
| SE4 | 0,569 | 0,9575 | 0,519 | 0,9965 | 0,0335 | 0,201 | 0,7075 | 0,0375 | 0,324 | 0,989 | 0,984 | 0,999 | 0,992 | 1 | 0,994 |
| SE5 | 0,9175 | 0,941 | 0,892 | 1 | 0,1495 | 0,7035 | 0,922 | 0,5585 | 0,646 | 1 | 0,9835 | 0,7585 | 0,893 | 0,997 | 1 |

BRC~0: Dis/Similitud_{obs} ~ Dis/Similitud_{esp} (alta dispersión entre sitios); **BRC~1:** Similitud_{obs} > Similitud_{esp} (filtros ambientales determinísticos compartidos entre sitios favorecen comunidades similares, las comunidades son más similares que lo esperado por azar); **BRC~-1:** Similitud_{obs} < Similitud_{esp} (filtros ambientales determinísticos favorecen disimilitud en la composición de especies, fuerzas bióticas favorecen comunidades muy distintas en sitios adyacentes o la dispersión entre sitios es muy débil (las comunidades son más disímiles que lo esperado por azar)).

Tabla 16. Contribución de la abundancia promedio de las familias de Araneae, Diptera, Hymenoptera, Hemiptera y Coleoptera a la disimilitud (Bray-Curtis) entre Chaco, Apipé y Selva (Análisis SIMPER).

| | CHACO | APIPÉ | SELVA |
|--------------------|-------|-------|-------|
| ARANEAE | | | |
| Linyphiidae | 141 | 18,2 | 50 |
| Araneidae | 40,6 | 56,6 | 42,6 |
| Anyphaenidae | 30,4 | 4,2 | 41,2 |
| Theridiidae | 36,4 | 32,8 | 38 |
| Theridiosomatidae | 1,6 | 4,2 | 13 |
| Salticidae | 20,2 | 13,2 | 16,4 |
| Tetragnathidae | 16 | 5,6 | 5,6 |
| DIPTERA | | | |
| Chironomidae | 183 | 337 | 223 |
| Ceratopogonidae | 68,2 | 53,6 | 128 |
| Cecidomyiidae | 42 | 32,6 | 65 |
| Chloropidae | 29,2 | 32,4 | 45 |
| Culicidae | 28,2 | 9,2 | 36,4 |
| Tipulidae | 15,6 | 7 | 32,2 |
| Sciaridae | 9,6 | 10,6 | 32,2 |
| Empididae | 13 | 5,2 | 21,6 |
| Sciomyzidae | 5,6 | 0 | 11,4 |
| Phoridae | 1 | 4 | 13,8 |
| HYMENOPTERA | | | |
| Formicidae | 77 | 57,2 | 85,2 |
| Encyrtidae | 9,2 | 1,8 | 2,4 |
| Eulophidae | 8,6 | 6,4 | 7,8 |
| Braconidae | 5,8 | 9,8 | 7,8 |
| Platygastridae | 3,2 | 5,6 | 8,6 |
| Scelionidae | 5,4 | 6,6 | 4 |
| COLEOPTERA | | | |
| Chrysomelidae | 46 | 8,4 | 28,4 |
| Curculionidae | 9,2 | 15 | 7,8 |
| Coccinellidae | 6,4 | 1,6 | 4,6 |
| HEMIPTERA | | | |
| Cicadellidae | 21,6 | 28,8 | 26,8 |
| Psyllidae | 0,8 | 5,4 | 3,4 |
| Aleyrodidae | 4,4 | 3,8 | 3 |

DISCUSIÓN

Este estudio representa el primero donde se realiza un relevamiento y análisis de la diversidad de artrópodos entre los ambientes de Chaco Húmedo, Selva Paranaense y la Isla Apipé Grande en la provincia de Corrientes, donde se relaciona la heterogeneidad en la estructura de la vegetación, y se analiza el efecto insular entre las comunidades de artrópodos de Chaco, Selva y la Isla.

El número de especies es, quizás, el atributo más frecuentemente utilizado a la hora de describir una comunidad, y es un parámetro comúnmente empleado para comparar localidades diferentes (Gaston 1996, Gotelli & Colwell 2001, Magurran 2004), lo que le confiere una gran importancia en los estudios de Biodiversidad y Biología de la Conservación. Sin embargo, la mayoría de los inventarios faunísticos son forzosamente incompletos, debido a la imposibilidad de registrar el total de especies cuando trabajamos con grupos hiperdiversos pero pobremente conocidos como los artrópodos (Colwell & Coddington 1994, Hammond 1994). A pesar de ello, mediante nuestro relevamiento se logró un inventario completo con valores superiores al 87% de las especies estimadas por los estimadores no paramétricos más próximos a la riqueza observada para el área de estudio. La elevada proporción de especies/morfoespecies representadas por un solo individuo y dos individuos (singletons y dobletones) en nuestro estudio, coincide con la fauna tropical y neotropical de artrópodos, que se caracterizan por presentar un alto número de especies, las cuales en su mayoría exhiben bajas densidades poblacionales o son raras (Silva 1996, Silva & Coddington 1996, Flórez 1998, Avalos *et al.* 2009).

Arthropoda constituye el Phylum de mayor éxito evolutivo sobre la Tierra si se evalúa su abundancia en todos los ecosistemas y su diversidad taxonómica. Son importantes eslabones de la cadena trófica y como recurso biológico tienen valor indirecto relacionado con el funcionamiento de los ecosistemas. En las unidades de paisaje exploradas se recolectaron artrópodos de tres clases: Insecta, Arachnida y Crustacea. Dentro de cada Clase hubo órdenes cuya presencia fue constante, mientras que otros obtuvieron capturas ocasionales (Dermaptera, Pseudoescorpionida e Isopoda). Tanto los dermápteros (tijeretas), como los pseudoescorpiones y los isópodos (bichos bolita) tienen comportamiento nocturno y oculto, viven debajo de piedras, en la corteza de los árboles, y en hojarasca (Richards & Davies 1984, Ruppert 1996, Buzzi & Miyazaki 1999), por lo que su captura mediante el G-Vac puede ser considerada accidental. A pesar de que las moscas escorpión (Mecoptera) son insectos que viven en bosques con vegetación densa y lugares húmedos, en nuestro estudio se encuentran escasamente representados (con un único ejemplar), probablemente debido a que los adultos son activos sólo unas pocas semanas al año (Buzzi & Miyazaki 1999).

Algunos grupos de artrópodos fueron dominantes con respecto a otros en los distintos ambientes, especialmente los himenópteros (principalmente formícidos), las arañas, los coleópteros, los hemípteros y los dípteros. En himenópteros, arañas y dípteros el inventario obtenido es completo, mientras que la completitud de los inventarios de los coleópteros y los hemípteros llegan un poco más del 50% de completitud, indicando que el protocolo de muestreo fue bastante eficiente para cada uno de estos órdenes analizados, ya que cuando hay menos del 50% de especies que no fueron detectadas, el muestreo se considera completo (Chao *et al.* 2009).

En nuestros sitios de muestreo, las hormigas son los himenópteros más abundantes. Ellas muestran ser buenas indicadoras ecológicas y/o de biodiversidad (Arcila & Lozano-Zambrano 2003), dependen altamente de la cobertura boscosa (Chacón de Ulloa *et al.* 2008, Chaves *et al.* 2008, Jiménez *et al.* 2008), donde se asocian a diferentes plantas en busca de recursos alimenticios y de anidamiento, ya sea en raíces de epifitas, madera en descomposición, hojarasca sobre el suelo y acumulada en rosetas de bromelias (Lattke 2003, Chacón de Ulloa *et al.* 2008, Fernández & Arias-Penna 2008). La alta diversidad de parasitoides observada en el área de estudio, particularmente los braconidos y los eulópidos, posiblemente se deba a una gran oferta de alimento que presentan los ambientes analizados, ya que ellos son parasitoides de una gran variedad de artrópodos, especialmente lepidópteros, coleópteros, dípteros, himenópteros, hemípteros y tisanópteros; muchos de estos grupos son abundantes en los ambientes considerados en esta tesis.

Las arañas son un grupo clave en cualquier ecosistema, y pueden ser utilizadas como indicadoras de calidad ambiental (Pinkus-Rendón *et al.* 2006), ya que son dependientes del hábitat y su complejidad (Weeks & Holtzer 2000, Pearce *et al.* 2003). La familia Araneidae fue la más diversa en todos los ambientes ya que habita casi todos los estratos arbóreos y ocupa una gran cantidad de nichos ecológicos. Estos datos concuerdan con los resultados obtenidos por diversos autores (Flórez 1998, Avalos *et al.* 2005, Rico *et al.* 2005, Avalos *et al.* 2007, Cabra-García *et al.* 2010, Escorcía *et al.* 2012) donde las comunidades de arañas de telas orbiculares (Araneidae), encuentran una gran oferta de hábitats entre los estratos de la vegetación arbóreo-arbustiva para construir la tela y capturar sus presas (Jimenez-Valverde *et al.* 2009). La estructura del hábitat, y más precisamente la complejidad de la vegetación, ha sido consistentemente reconocida como uno de los factores más importantes que determinan la presencia de arañas, así como su riqueza de especies y composición (Jimenez-Valverde & Lobo 2007). Así, a pesar de la ausencia de una fuerte asociación de las arañas con la planta hospedadora, el tipo de

vegetación puede ser un importante factor en la determinación de los ensambles de arañas por su relación con la estructura de la vegetación (Jimenez-Valverde & Lobo 2007). Theridiidae y Salticidae (arañas saltadoras) también presentaron una elevada riqueza de especies. Los theridiidos son de hábitos sedentarios que permanecen en la parte inferior de telas irregulares tridimensionales, dispuestas entre la vegetación de los estratos inferiores con hilos adhesivos en diferentes direcciones (Foelix 1982, Grismaldo 2007). En cambio los salticidos tienen especies de hábitos cursoriales, mayormente diurnos y son excelentes depredadores con alta capacidad visual (Jackson & Pollard 1996); su alta diversidad de comportamientos que consiste en tácticas depredadoras específicas, sumado a su mimetismo que se refleja en sus patrones de coloración y formas de su cuerpo, puede explicar su alta diversidad en los diferentes tipos de ambientes estudiados.

Los coleópteros son el mayor orden de insectos, cuya importancia funcional se refleja en la diversidad de comportamientos alimenticios, pudiendo actuar como detritívoros, herbívoros, fungívoros o depredadores (Lawrence & Britton 1994). En nuestros resultados muestran un elevado número de especies y varios estudios relacionan a los coleópteros con las características del entorno y demuestran que la complejidad del hábitat es un buen predictor de la abundancia y la riqueza de especies, y a menudo, las preferencias de un hábitat determinado pueden reflejar sus hábitos de alimentación (Lassau *et al.* 2005).

A pesar del esfuerzo de muestreo, los estimadores sugieren que una buena cantidad de especies de hemípteros aún no fueron recolectadas. Se encontraron 27 familias, donde los cicadélidos fueron particularmente diversos y abundantes. Estos insectos fitófagos encuentran en los bosques una amplia gama de recursos alimenticios. Bar *et al.* (2005) capturaron 15 familias en la Reserva Iberá, a pesar de haber utilizado una amplia variedad de métodos de muestreo. De las 13 familias de heterópteros registrados en nuestro estudio, los míridos fueron los más diversos en los tres ambientes (19 especies), lo mismo fue registrado por Coscarón *et al.* (2009) en Colonia Pellegrini, donde Miridae fue la familia que presentó mayor número de especies. Sin embargo, dichos autores registraron 10 familias de chinches que no fueron reportadas en nuestro estudio, posiblemente debido a que los heterópteros ocupan diferentes hábitats, microhábitats y nichos tróficos, y por lo tanto requieren distintos métodos de muestreo para su recolección (Marrero *et al.* 2008). Aparentemente Miridae es la familia de heterópteros más fácil de muestrear y nuestros resultados apoyan los obtenidos por Coscarón *et al.* (2009) y Cava *et al.* (2012) donde sugieren que son muy buenos candidatos como grupo

indicador de calidad ambiental en los estudios de monitoreo a largo plazo en ambientes naturales y perturbados.

En el caso de los dípteros, ellos también han sido propuestos como un grupo indicador de biodiversidad y del estado de los ecosistemas (Hanski & Koskela 1997), ya que sus patrones de diversidad están estrechamente relacionados con el tipo de hábitat y la disponibilidad de alimento (Woodcock *et al.* 2003). Se destacan como un grupo con gran predominio ecológico gracias a que explotan una gran variedad de recursos, lo cual se observa en los hábitos alimenticios, que van desde saprófagos, fitófagos, hematófagos, nectarívoros, polinívoros, parasitoides y depredadores (Sanchez & Amat-García 2005). En nuestro estudio se encontraron 29 familias pero sólo algunas de ellas presentan abundancias relativas y riqueza específica altas, observándose el mismo patrón de abundancia y riqueza de dípteros en los tres ambientes. Los ceratopogónidos y los quironómidos presentan un alto predominio y éxito ecológico, lo cual se evidencia por su alta riqueza y abundancia en todas las comunidades estudiadas. Esto puede estar relacionado con el hecho que los dípteros pueden responder a varios aspectos de la heterogeneidad del hábitat, como la productividad y la diversidad vegetal y tal heterogeneidad puede influir en los patrones de abundancia y diversidad de este grupo de artrópodos (Haslett 2001).

La diversidad alfa promedio refleja una tendencia general en los valores de riqueza dentro de una comunidad, y reduce la información porque ignora las influencias espaciales en la diversidad (Halffter & Moreno 2005), en cambio, el valor de alfa acumulada es la suma de las especies que se encuentran en todos los puntos muestreados de un determinado ambiente. En nuestro estudio, la diversidad alfa promedio por sitio y por muestra determina que Selva Paranaense es el ambiente más rico en especies, sin embargo cuando se analiza la diversidad alfa acumulada, tan solo se obtuvieron cinco especies más que el Chaco, y la curva de rarefacción demuestra que interpolando al mismo número de individuos, la riqueza de Chaco es significativamente superior que la de los otros dos ambientes. Asimismo los valores de la verdadera diversidad de artrópodos indican que Chaco posee la comunidad más diversa en relación a la de Selva Paranaense y Apipé Grande; esto indicaría que a nivel local (sitio) se encuentran actuando factores diferentes de los que operan a nivel regional (ambiente). A nivel local, la heterogeneidad interna de cada sitio sería el factor que estaría operando a esta escala de análisis, mientras que a nivel regional podríamos inferir que al combinarse diferentes elementos de un paisaje, surgen procesos de disponibilidad de recursos complementarios, donde las especies se ven beneficiadas por la coexistencia de diferentes tipos de hábitats que

proveen recursos no sustituibles (complementación) o sustituibles (suplementación), lo cual permite un mayor número de especies en el paisaje. Así, paisajes heterogéneos pueden resultar cruciales para el mantenimiento de la diversidad de especies (Miyashita 2011). Evidentemente, los cambios y el dinamismo imperantes en la composición estructural y morfológica del paisaje tienen su origen en la propia dinámica ecológica, ya que las unidades que componen el paisaje están relacionadas desde un punto de vista funcional, porque entre ellas se producen intercambios de energía, materiales, organismos, etc. (Vila Subirós *et al.* 2006). Nuestros resultados son coincidentes con lo expresado por Miyashita *et al.* (2012), donde las comunidades están determinadas frecuentemente por factores a nivel de paisaje y a nivel de sitio, es decir, la detección de los patrones es una función de la escala del análisis, por lo que la naturaleza de la heterogeneidad de los ecosistemas, así como la percepción de la misma, dependen de la escala espacial en la que el sistema sea analizado (Chaneton 2005).

Entonces, la diferencia reportada en la riqueza de especies a nivel local y regional, podría ser explicada por dos efectos, que probablemente se encuentran actuando simultáneamente. Por un lado, la alta diversidad en Chaco Húmedo en relación a Selva Paranaense podría estar fundamentada porque se trata de un ambiente con numerosos tipos de hábitats. Parte del Chaco en la provincia de Corrientes está representado por un complejo de ecosistemas con predominio de ambientes palustres (esteros y bañados) que interconectan extensos lagos poco profundos, unidos por cursos de agua de distinto orden (Neiff 2004). Así, a la presencia de este variado ensamble de paisajes y la extensión de sus humedales, como su distinta conexión al río Paraná, le otorgan características únicas (Neiff 2004). Teniendo en cuenta estos aspectos del Chaco Húmedo, y a partir de nuestros resultados, podemos inferir que si bien la heterogeneidad interna de cada sitio es menor en el Chaco que en la Selva, existe en todo el ambiente Chaqueño una elevada heterogeneidad *entre* sus sitios que podría estar soportando una mayor diversidad de fauna, ya que las especies eurioicas utilizan diferentes tipos de elementos paisajísticos a lo largo de su ciclo vital. El total de estos elementos constituyen unidades funcionales cuya disposición espacial determina las condiciones de supervivencia de las comunidades (Burel & Baudry 2002).

A su vez, y contribuyendo con lo expuesto anteriormente, la mayor diversidad beta en nuestros resultados está dada entre muestras y entre sitios, lo que indicaría que hay una fuerte influencia local dentro de un mismo sitio, determinando una mayor diferencia de fauna en un sitio y entre sitios, más que entre ambientes. La baja similitud en la composición de artrópodos de los sitios de Selva en comparación con los de Chaco podría

estar indicando que a pesar de ser más similares estructuralmente, la composición del paisaje interviene sobre varios componentes de la estructura de las comunidades. Así también, el tipo de borde, la heterogeneidad del espacio entre parches y el tipo de vecindad determinan la intensidad y el tipo de movimientos individuales entre los parches (Burel & Baudry 2002). Los individuos se mueven hacia los lugares en donde esperan hallar una mayor cantidad de energía neta por tiempo (Hanski 1982) y hacia lugares donde tienen una mayor probabilidad de supervivencia o éxito reproductivo. Cada especie puede seleccionar su hábitat en forma distintiva, así los patrones de distribución encontrados dependen de características propias de sus especies, tales como la dispersión de sus estados inmaduros, el comportamiento sexual, los requerimientos alimenticios y la capacidad de movilidad de los adultos entre los hábitats o comunidades (Delettre *et al.* 1992). Gaston & Lawton (1990) han señalado que en insectos lo más frecuente es una estrecha relación entre la abundancia local y su rango geográfico. Una especie localmente abundante, por lo general, tiene una variación geográfica amplia; esta presunción nos proporciona algunos elementos para relacionar la abundancia relativa global y la selección de hábitats por parte de las especies presentes (Brown 1984).

Por otro lado, la Selva Paranaense posee los bloques boscosos remanentes más grandes y el valor más alto de biodiversidad del país junto con las Yungas (Placi & Di Bitetti 2005); sin embargo, en nuestros resultados este ambiente presenta menor diversidad de artrópodos en comparación con el Chaco Húmedo. En la provincia de Corrientes este ambiente se encuentra altamente modificado, siendo la fragmentación, el aislamiento y la degradación de los fragmentos del bosque las principales amenazas que atentan contra su biodiversidad. Estos procesos han ocurrido con diferentes intensidades en distintas partes de este ambiente (Placi & Di Bitetti 2005), siendo la expansión de la agricultura la mayor causa que subyace al proceso de fragmentación del bosque en la Selva de Corrientes. Por otro lado, la cría de ganado es otra actividad económica importante en la región, que, generalmente, requiere de la conversión del bosque nativo en pastizales para pastoreo. A todo ello se le suma los caminos que también constituyen una causa importante de fragmentación y degradación (Chebez & Hilgert 2003). Otra causa de degradación proviene del aprovechamiento del bosque nativo mediante la explotación “convencional” o “tradicional”, ya que su explotación se ha efectuado de manera predatoria y no sustentable (Rice *et al.* 2001). Esta fragmentación de la Selva reduce el hábitat disponible, conduciendo a una pérdida de especies, ya que un bosque único abriga más especies que la misma superficie repartida en pequeños parches (Burel & Baudry 2002).

Encontramos que las variables que mejor explican los ensambles de artrópodos son el NDVI y la estructura tanto vertical como horizontal de la vegetación, que son las que proveen más nichos potenciales para ser ocupados por distintas especies. Al mismo tiempo, el NDVI es un indicador de la presencia y la actividad fotosintética de la vegetación y está relacionada con la biomasa y el porcentaje de cobertura vegetal (Lillesand & Kiefer 2000). Además es una medida indirecta de la estructura de la canopia (Pasher & Douglas 2011) que provee información relacionada a la productividad y condiciones de luz en el bosque, que impacta sobre el sotobosque y la vegetación del suelo, pudiendo afectar en gran medida su estructura y función. La relación entre la cantidad de energía (en este caso medida como NDVI) recibida por un ensamble y el número de especies que éste contiene está bien documentada en la bibliografía (Waide *et al.* 1999, Mittelbach *et al.* 2001, Hawkins & Porter 2003, Evans *et al.* 2005). La explicación típica de esta relación es que la elevada disponibilidad de energía aumenta el número de individuos que pueden ser sostenidos, lo que permite a las especies mantener poblaciones más grandes con un riesgo de extinción reducido, por lo tanto, la baja probabilidad de extinción eleva la riqueza de especies. A su vez, existen otros mecanismos que pueden contribuir a esta relación positiva entre energía y riqueza de especies, por ejemplo, más energía productiva permite a las poblaciones recuperarse más rápidamente de las perturbaciones, lo que reduce el tiempo en que son vulnerables a la extinción. Por otro lado, la energía productiva incrementa la cantidad de recursos explotados por las especies especialistas pudiendo mantener sus poblaciones viables. También, más energía productiva eleva el número de tipos de recursos, reduciendo los índices de exclusión competitiva de las especies. La consecuencia de todos estos mecanismos es un mayor número de especies en ambientes donde hay una mayor disponibilidad de energía solar y/o productiva (Evans *et al.* 2005).

Entonces, nuestros resultados apoyan la “*Hipótesis de heterogeneidad de hábitat*” (*Hipótesis 1*), la cual asume que la complejidad estructural de la vegetación puede proveer de más nichos y de diversas formas de explotar los recursos del medio y así incrementar la diversidad de especies (Bazzaz 1975). Las comunidades de plantas determinan la estructura física del ambiente y, por ello, tienen una influencia considerable sobre la distribución y las interacciones de las especies animales (Lawton 1983, Mc.Coy & Bell 1991). Dependiendo de los que es percibido como hábitat por los distintos grupos de especies, los efectos de la heterogeneidad de la vegetación pueden variar considerablemente. La elevada heterogeneidad a nivel local en la Selva Paranaense se ve acompañada de una mayor diversidad a este nivel. En cambio, la complejidad y la heterogeneidad a nivel regional (mayor variación entre sitios) determina que el Chaco

Húmedo sea el ambiente más diverso a esta escala. Así, además de la estructura interna de la vegetación y de la superficie de los bosques, también es posible tener en cuenta la posición relativa de estos parches entre sí para estudiar el efecto que facilita los intercambios entre especies (Burel & Baudry 2002).

La *Hipótesis 2* fue comprobada, ya que la Isla presenta patrones en la estructura de sus comunidades diferentes a los encontrados en los ambientes “continentales”, con más especies dominantes, menos especies raras (evidenciado por la cantidad de singletons) y menor diversidad que los otros ambientes. Al mismo tiempo, Apipé presentó un ensamble propio, a pesar de que un porcentaje de fauna es compartida entre las comunidades “continentales” y la isla. El análisis detallado de la estructura de las comunidades puede resultar importante para evaluar el “efecto insular”, debido a que es probable que las especies más abundantes en el “continente” hayan tenido más oportunidades de llegar a la isla y por lo tanto encontrarse mejor representadas que las especies menos abundantes o raras. Por otro lado, la tasa de inmigración y de extinción en una isla varían con el número de especies presentes. Así, a medida que se establezcan más especies en la isla, menos inmigrantes serán nuevas especies; en cambio, cuantas más especies estén presentes en ella el número de extinciones será mayor (Pozo & Llorente Bousquets 2002).

Si bien Cabrera (1976) sostiene que Apipé Grande pertenece a la Provincia Fitogeográfica Paranaense, a partir de diversos estudios sobre la vegetación, Carnevali (1994), Eskuche & Fontana (1996a, 1996b) y Hansen (1998) coinciden en que la isla Apipé Grande se ubica en una zona de transición entre las provincias fitogeográficas Paranaense y Chaqueña Oriental. Por ello, la flora y la vegetación se encuentran relacionadas con el Distrito de los Campos y con los Esteros del Iberá (Distrito Chaqueño Oriental) (Fontana 2008). Sin embargo la diversidad de artrópodos de la Isla es menor en comparación con dichas regiones, pero un porcentaje de especies son compartidas entre los tres ambientes. Matteucci (2012) considera a Apipé Grande dentro del Complejo Lagunas y Esteros del Noroeste en los Esteros del Iberá, lo cual es coherente con nuestros resultados, ya que el mayor porcentaje de la artropodofauna compartida, lo es con el Chaco Húmedo. La isla presenta zonas inundables, con un 40% de la superficie que es afectada directamente por las inundaciones periódicas, siendo la humedad en el suelo una constante. La variedad de ambientes (lagunas, Esteros, madrejones, albardones, depresiones húmedas, dunas y lomadas) determinan la gran riqueza de la vegetación y de la flora apipense, a lo que suma una composición de artrópodos propia, más similar a la de Chaco Húmedo que a la de Selva Paranaense.

El modelo de Biogeografía de Islas propone que la riqueza de especies de una isla en un momento dado es el resultado de dos procesos dinámicos: la inmigración y la extinción, y tales procesos varían respectivamente con la distancia al “continente-fuente” y con la superficie de la isla (MacArthur & Wilson 1967). Ahora es más o menos aceptado que el área de una isla en sí y la distancia a la “fuente” no explica toda la variación en el número de especies. Por lo tanto la elevación, el número de tipos de suelo, los tipos de sustrato, la riqueza de especies de plantas, el número de hábitats, la diversidad, la estructura y la heterogeneidad del hábitat, con frecuencia se han utilizado para explicar la curva de especies-área (Borges 1999). Aunque el tamaño de la isla es un buen indicador de la riqueza de especies, Blondel (1995) subraya algunos puntos a tener en cuenta del modelo de MacArthur y Wilson: 1) el modelo considera el número de especies presentes, pero no su densidad, 2) el efecto de la superficie en sí misma raramente se ha aislado de la heterogeneidad interna de la isla, la cual aumenta con la superficie, 3) las especies se consideran en un plano de igualdad, sin tener en cuenta sus características vitales ni sus aptitudes para la dispersión, 4) el modelo no tiene en cuenta los factores históricos que, frecuentemente, son determinantes de la riqueza específica en un lugar. De hecho, hay muchos factores que pueden afectar tanto la inmigración como la extinción que no están incluidos en el modelo de equilibrio original de MacArthur y Wilson (1963, 1967).

Por lo tanto, los ensambles de artrópodos de la isla podrían estar reflejando, por un lado algún fenómeno de declinación faunística desde el momento del origen de la isla, de ahí su menor riqueza de especies, abundancia y diversidad. Al mismo tiempo probablemente también se encuentren operando diferentes factores intrínsecos de la isla que están contribuyendo a la estructura de la comunidad de los artrópodos que la habitan. Una característica propia, es que posee asentamientos urbanos permanentes, que continúan con los métodos tradicionales de agricultura y la cría de ganado, lo cual es único entre las islas argentinas del Alto Paraná (Fontana 2008). A su vez, la heterogeneidad interna de los sitios de la isla parece ser moderada, al mismo tiempo que entre ellos no se ve una marcada diferencia en cuanto a la estructura de la vegetación, lo que podría estar influyendo en la baja diversidad de artrópodos en comparación a los otros dos ambientes.

Además, la riqueza de especies en una isla es el resultado de muchos procesos que afectan la colonización, la evolución y la persistencia de sus poblaciones. Por lo tanto, resulta interesante plantear para futuros estudios nuevos interrogantes a fin de verificar la existencia de un efecto insular entre el “continente” y Apipé. Entre ellos, si la colonización, la evolución y el mantenimiento de las poblaciones en la isla difieren entre los taxones debido a la variación en los atributos biológicos relacionados con la vagilidad,

la especialización en los distintos hábitats, el comportamiento sexual, la densidad de la población, y la resistencia a la variación ambiental (Ricklefs & Lovette 1999). Estos procesos también pueden variar en sus resultados entre distintas islas debido a las diferencias en el rango de área de la isla, la diversidad de hábitats y el espacio (Ricklefs & Lovette 1999). El establecimiento de los grupos que son especialistas de algún tipo de hábitat dependerá de la disponibilidad de los hábitats adecuados en la isla, lo cual implica que la colonización se produce directamente desde el hábitat correspondiente en el área de origen (Smith & Patton 1993).

Si bien muchos de los grupos compartidos entre el “continente” y Apipé no tienen altas capacidades de dispersión, esta limitación en la dispersión no sería un condicionamiento para estructurar los ensambles de artrópodos, siendo los requerimientos ambientales de las especies importantes para determinar la composición de las comunidades (Jimenez-Valverde *et al.* 2009). Sin embargo, muchos estudios han encontrado que el efecto de la distancia geográfica es fuerte en aquellos taxa con menor capacidad de dispersión, soportando la hipótesis que la capacidad de dispersión es un factor esencial que determina los patrones de diversidad beta (Bell 2001, Gillespie & Roderick 2002, Pozo & Llorente Bousquets 2002). A partir de nuestros resultados pudimos identificar que no sólo los filtros ambientales compartidos entre sitios estarían estructurando nuestras comunidades, sino que otros mecanismos tales como los procesos no estocásticos están también involucrados en la determinación de la composición de las comunidades de artrópodos en el área de estudio. La competencia, los factores antrópicos, tales como el grado de perturbación, la fragmentación y la proximidad al borde de un hábitat fragmentado, son con frecuencia predictores muy importantes. Ciertos procesos estocásticos como la dispersión también podría ser un mecanismo implicado en dicha estructuración (Borges & Brown 2004, Borges *et al.* 2006).

A partir de esta tesis comprobamos ambas hipótesis propuestas: Nuestros resultados coinciden con la teoría ecológica de la “*heterogeneidad del hábitat*”, la cual asume que los ambientes más heterogéneos proporcionan una mayor cantidad y diversidad de recursos que los ambientes simples, lo que resulta en una mayor diversidad de especies. La heterogeneidad vegetal resulta de la distribución espacial de las poblaciones de plantas en respuesta a la variación de los factores ecológicos que afectan el crecimiento, la supervivencia y la reproducción (Chaneton 2005). Al mismo tiempo, el recambio de especies está usualmente asociado con cambios abruptos o graduales en la estructura del ambiente, así, la diversidad beta debe incrementarse con la variabilidad ambiental. Como resultado de una alta diversidad de hábitat y de variación en las

condiciones ambientales se presentan altas tasas de recambio de especies (Koleff 2005). Considerando la segunda hipótesis, se comprobó que la Isla Apipé Grande posee una comunidad de artrópodos característica y que un grupo de especies es compartido con el Chaco y en menor medida con la Selva Paranaense, a partir de lo cual puede determinarse que hay diferentes mecanismos que están operando. Tanto el aislamiento, la dispersión, las interacciones bióticas (competencia, depredación, etc.) y los requerimientos ambientales de las distintas especies son los eventos que podrían estar estructurando las comunidades analizadas (Chase *et al.* 2011).

A partir de la alta diversidad alfa en cada ambiente y una elevada diversidad beta entre los microhábitats dentro de un sitio, entre los sitios de un ambiente y entre ambientes, podemos concluir que en las regiones estudiadas en la provincia de Corrientes se estaría conservando una considerable diversidad de artrópodos. Por otro lado, se pudieron reconocer cinco grupos de artrópodos muy diversos en cuanto a número de especies, siendo ellos reconocidos como indicadores de hábitat y de diversidad, por lo que podrían ser utilizados en futuros estudio como grupos focales para el monitoreo de estos ecosistemas. Al mismo, tiempo la Isla Apipé Grande al constituir un sistema de reservas de la provincia de Corrientes resulta un sitio de alto valor para la conservación de la biodiversidad.

CONCLUSIONES

- ✓ Se logró un buen inventario de los artrópodos en el área de estudio, alcanzando un 87% de completitud. El muestreo de los tres ambientes fue completo con el protocolo utilizado.
- ✓ Arañas, dípteros, himenópteros, hemípteros y coleópteros fueron los grupos de artrópodos que obtuvieron los valores más altos de diversidad.
- ✓ La heterogeneidad interna (sitio) en la estructura de la vegetación fue mayor en la Selva Paranaense, siendo el ambiente que presentó la mayor riqueza a nivel local (sitio).
- ✓ La heterogeneidad entre sitios fue más elevada en el Chaco, siendo el ambiente con la mayor diversidad a nivel regional.
- ✓ Se encontró que sitios con mayor heterogeneidad en la estructura de la vegetación poseen una artropodofauna más diversa.
- ✓ Apipé Grande posee más especies dominantes y un menor número de especies raras que los otros dos ambientes.
- ✓ Apipé Grande posee un ensamble de artrópodos propio, aunque tanto Chaco Húmedo como Selva Paranaense comparten un porcentaje de la artropodofauna con la Isla, siendo el Chaco Húmedo quién tiene una mayor influencia en la composición del ensamble de especies de artrópodos.
- ✓ La comunidad de artrópodos en la isla Apipé Grande está estructurada por varios factores, posiblemente su composición esté influida por factores que tienen que ver con la dispersión, con las interacciones bióticas, la actividad antrópica y los requerimientos ambientales de las distintas especies de artrópodos registradas.
- ✓ Las regiones estudiadas en la provincia de Corrientes están conservando una considerable diversidad de artrópodos y los grupos de artrópodos que presentaron mayor riqueza de especies podrían ser considerados en futuros estudios como grupos focales para la conservación de estos ecosistemas.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Adobe Photoshop CS3. 2008. <http://www.adobe.com/products/photoshop/photoshop>.
- Arbino, M.O. & M.C. Godoy. 2003. Formícidos (Hymenoptera) asociados a termiteros en el Macrosistema Ibera. En: B. Alvarez (ed.), Fauna del Ibera, EUDENE, Corrientes.
- Arcila, A.M. & F.H. Lozano-Zambrano. 2003. Hormigas como herramientas para la bioindicación y el monitoreo. En: F. Fernández (ed.), Introducción a las hormigas de la región neotropical. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia.
- August, P.V. 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology*, 64: 1495-1507.
- Avalos, G., G.D. Rubio, M.E. Bar, M. Damborsky. 2002. Contribución al conocimiento del orden Araneae en la provincia de Corrientes. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. UNNE*.
- Avalos, G., G.D. Rubio, M.E. Bar, M.P. Damborsky, E.B. Oscherov. 2005. Composición y distribución de la araneofauna del Iberá. *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas. UNNE*.
- Avalos, G., G.D. Rubio, M.E. Bar & A. González. 2007. Arañas (Arachnida) asociadas a dos bosques degradados del Chaco húmedo en Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 55(3-4): 899-909.
- Avalos, G., M.P. Damborsky, M.E. Bar, E.B. Oscherov & E. Porcel. 2009. Composición de la fauna de Araneae (Arachnida) de la Reserva provincial Iberá, Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 57: 339-351.
- Bar, M.E., E.B. Oscherov, M.P. Damborsky, G. Avalos & G. Rubio. 2004. Comunidades de Arthropoda en la Cuenca de Iberá, Corrientes. Universidad Nacional del Nordeste, *Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, UNNE*.
- Bar, M.E., M.P. Damborsky, G. Avalos, E. Monteresino & E.B. Oscherov. 2005. Fauna de Arthropoda de la Reserva Iberá, Corrientes, Argentina. *INSUGEO, Miscelánea*, 14: 293-310.
- Barberis, I.M., J.P. Lewis & W.B. Batista. 2005. Heterogeneidad estructural de los bosques de la Cuña Boscosa de Santa Fe en distintas escalas espaciales. En: Oesterheld, M., M.R. Aguiar, C.M. Ghera & J.M. Paruelo (eds.), La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas. 43-58.
- Basset, Y., F.J. Mavoungou, J.B. Mikissa, O. Missa, S.E. Miller, R.L. Kitching & A. Alonso. 2004. Discriminatory power of different arthropod data sets for the biological monitoring of anthropogenic disturbance in tropical forest. *Biodiversity and Conservation*, 13: 709-732.
- Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56: 485-488.
- Beals, E.W. 1984. Bray-Curtis-ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in Ecological Research*, 14: 1-55.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2418.
- Bell, J.R., C.P. Wheeler, R. Henderson & W.R. Cullen. 2000. Testing the efficiency of suction samplers (G-vacs) on spiders: the effect of increasing nozzle size and suction time. *European Arachnology*, 285-290.
- Bertonatti, C. & J. Corcuera, 2000. Situación Ambiental argentina 2000. Fundación Vida Silvestre Argentina, Bs As.
- Blondel, J. 1995. *Biogéographie, approche écologique et évolutive*. Paris, Masson.
- Borges, P.V. 1999. Effect of island geological age on the arthropod species richness of Azorean pastures. *Biological Journal of the Linnean Society*, 66: 373-410.
- Borges, P.A.V. & V.K. Brown. 2003. Estimating species richness of arthropods in Azorean pastures: the adequacy of suction sampling and pitfall trapping. *Graellsia*, 59(2-3): 7-24.
- Borges, P.A.V. & V.K. Brown, 2004. Arthropod community structure in pastures of an island archipelago (Azores): looking for local-regional species richness patterns at small-scales. *Bulletin of Entomological Research*, 94: 111-121.
- Borges, P.A.V., J.M. Lobo, E.B. de Azevedo, C.S. Gaspari, C. Melo & L.V. Nunes. 2006. Invasibility and species richness of island endemic arthropods: a general model of endemic vs. exotic species. *Journal of Biogeography*, 33: 169-187.

- Borror, D.J., C.A. Triplehorn & N.F. Johnson. 1989. An introduction to the study of insects. Sunders College Publishing Harcourt Brace Publishers. Orlando, USA.
- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *The American Naturalist*, 124(2): 255-279.
- Brown, A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi & J. Corcuera. 2006. Situación Ambiental Argentina 2005. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, Argentina.
- Burel, F. & J. Baudry. 2002. Ecología del Paisaje. Conceptos, métodos y aplicaciones. Editorial Mundi Prens, Madrid.
- Buzzi, J.B. & R.D. Miyazaki. 1999. Entomología Didáctica. 3ª Edición. UFPR Curitiba, Paraná, Brasil.
- Cabra-García, J., L. Montealegre & M.I. Arce. 2010. Evaluación rápida de la riqueza de arañas en un bosque húmedo tropical del departamento del Valle del Cauca, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 11(1): 1-9.
- Cabrera, A.L. 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: Kugler W.F. (ed.) *Enciclopedia argentina de agricultura y jardinería*. Tomo 2. 2ª Edición. Acme. Buenos Aires, Argentina. Fascículo 1: 1-85.
- Cabrera, A.L. & A. Willink. 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington D.C. EEUU.
- Calcaterra, L.A., F. Cuezco, S.M. Cabrera & J.A. Briano. 2010. Ground ant diversity (Hymenoptera: Formicidae) in the Iberá Nature Reserve, the Largest Wetland of Argentina. *Annals of the Entomological Society of America*, 103: 71-83.
- Caley, M.J. & D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes. INTA. Edición del Autor.
- Carson, H.L., A.R. Templeton. 1984. Genetic revolutions in relation to speciation phenomena: the founding of new populations. *Annual Review Ecology and Systematic*, 15:97-131.
- Casanova, J.L. & J. Sanz Justo (eds.). 1997. Teledetección: usos y aplicaciones. Universidad de Valladolid.
- Castellanos, A. 1975. Cuenca Potamográfica del Río de La Plata. Geografía de la República Argentina, VII, 2. Buenos Aires.
- Cava, M.B., J.A. Corronca & M.C. Coscarón. 2012. Composition and structure of Heteroptera communities (Insecta: Hemiptera) in high altitude habitats of a national protected area in Argentina. *Munis Entomology and Zoology*, 7(2): 1214-1226.
- Chacón de Ulloa, P., I. Armbrrecht, F. Lozano-Zambrano. 2008. Aspectos de la ecología de hormigas cazadoras en bosques secos colombianos. En: F. Lozano Zambrano, F. Fernández, E. Jiménez, T. Arias (eds.) 2008. *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- Chaneton, E.J. 2005. Factores que determinan la heterogeneidad de la comunidad vegetal en diferentes escalas espaciales. En: Oesterheld, M., M.R. Aguiar, C.M. Ghera & J.M. Paruelo (eds). *La heterogeneidad de la vegetación de los agroecosistemas*, 19-42. Editorial Facultad de Agronomía, UBA, Bs. As. Argentina.
- Chao, A., R.K. Colwell, C.W. Lin & N.J. Gotelli. 2009. Sufficient sampling for asymptotic minimum species richness estimators. *Ecology*, 90(4): 1125-1133.
- Chao, A. & T. Shen. 2003. Nonparametric Estimation of Shannon's index of diversity when there are unseen species. *Environmental and Ecological Statistics*, 10: 429-443.
- Chao, A. & T. Shen. 2003-05. Program SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation). <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chase, J.M., N.J.B. Kraft, K.G. Smith, M. Vallend & B.D. Inouye. 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere*, 2(2): 1-11.
- Chaves, M.C., P. Chacón de Ulloa, F. Lozano-Zambrano. 2008. Riqueza y rareza de hormigas cazadoras en el gradiente bosque-borde-pastizal de un fragmento de bosque

- subandino (Quindío, Colombia). En: F. Lozano-Zambrano, F. Fernández, E. Jiménez, T. Arias (eds.), Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- Chebez, J.C. & N. Hilgert. 2003. Brief history of conservation in the Paraná Forest. En: Galindo Leal, C. & I. Dee Gusmao Camara (eds.), The Atlantic Forest of South America: Biodiversity Status, Threats, and Outlook (State of the Hotspots, 1), Washington D.C. Center for Applied Biodiversity Science at Conservation International, Island Press.
- Clarke, K.R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117-143.
- Colwell, R. 2004. EstimateS 7.0b. Statistical estimation of species richness and shared species from samples. <http://vivceroy.eeb.uconn.edu>.
- Colwell, R. & J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society London B*, 345: 101-118.
- Coscarón, S. 2003. Biodiversidad de Simuliidae y Tabanidae del Iberá. En: B.B. Alvarez (ed.), Fauna del Iberá, EUDENE, Corrientes, 3-16.
- Coscarón, M.C., M.C. Melo, J. Coddington & J. Corronca. 2009. Estimating biodiversity: a case study on true bugs in argentinian wetlands. *Biodiversity and Conservation*, 18: 1491-1507.
- Cowie, R.H. & B.S. Holland. 2006. Dispersal in fundamental to biogeography and the evolution of biodiversity on oceanic island. *Journal of Biogeography*, 33: 193-198.
- Cowley, M.J.R., C.D. Thomas, D.B. Roy, R.J. Wilson, J.L. León-Cortés, D. Gutiérrez, C.R. Bulman, R.M. Quinn, D. Moss & K.J. Gaston. 2001. Density-distribution relationship in British butterflies. I. The effect of mobility and spatial scale. *Journal of Animal Ecology*, 70: 410-425.
- Crist, T.O., J.A. Veech, C. Gering & K.S. Summerville. 2003. Partitioning species diversity across landscape and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. *The American Naturalist*, 162: 734-743.
- Da Silva, R.J. S. Diniz, F.Z. Vaz-De-Mello. 2010. Heterogeneidade do Habitat, Riqueza e Estrutura da Assebléia de Besouros Rola-Bostas (Scarabeidae: scarabeinae) em Áreas de Cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotropical Entomology*, 39(6): 934-940.
- Daily, G.C., S. Alexander, P.R. Ehrlich, L. Goulder, J. Luchenco, P.A. Matson, H.A. Money, S. Postel, S.H. Schneider, D. Tilman & G.M. Woodwell. 1997. Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*, 2: 1-16.
- Delettre, Y., P. Trehen & P. Grootaert. 1992. Space heterogeneity, space use and short - range dispersal in Diptera: A case study. *Landscape Ecology*, 6(3):175-181.
- De Santis, L. 1969. Hymenoptera: clave de las familias con representantes entomófagos. Serie didáctica N°6. Facultad de Agronomía y Zootecnia, Universidad Nacional de Tucumán.
- Dinerstein, E., D.M. Olson, D.J. Graham, A.L. Webster, S.A. Primm, M.P. Bookbinder & G. Ledec. 1995. Una evaluación del Estado de conservación de las Ecorregiones Terrestres de América Latina y el Caribe. Publicación Fondo Mundial para la Naturaleza. Banco Mundial Washington D.C.
- Dippenaar-Schoeman, A. & R. Joqué. 1997. African Spiders, An Identification Manual. Plant Protection Research Institute Handbook N°9. Pretoria, South Africa.
- Dogramaci, M., S.J. DeBano, C. Kimoto & D.E. Wooster. 2011. A backpack-mounted suction apparatus for collecting arthropods from various habitats and vegetation. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 139: 86-90.
- Duelli, P. & M.K. Obrist. 2003. Biodiversity indicators: the choice of values and measures. *Agriculture Ecosystem & Environment*, 98: 87-98.
- Elzinga, R.J. 2000. Fundamentals of entomology. Prentice Hall.
- Entsminger, G.L. 2012. EcoSim Professional: Null modeling software for ecologists, Version 1. Acquired Intelligence Inc., Kesey-Bear, & Pinyon Publishing. Montrose, CO 81403. <http://www.garyentsminger.com/ecosim/index.htm>

- Escorcia, R.Y.G., N.J.H. Martínez, J.P.T. Silva. 2012. Estudio de la diversidad de arañas de un bosque seco tropical (BS-T) en Sabanalarga, Atlántico, Colombia. *Boletín Científico, Centro de Museos, Museo de Historia Natural*, 16(1): 247-260.
- Eskuche, U.G. & J. Fontana. 1996a. La vegetación de las Islas Argentinas del Alto Paraná. I. Las comunidades de bosque. *Folia Botánica et. Geobotánica Correntisiana*, 11: 1-13.
- Eskuche, U.G. & J. Fontana. 1996b. La vegetación de las Islas Argentinas del Alto Paraná. II. Las comunidades de campo abierto. *Folia Botánica et. Geobotánica Correntisiana*, 12: 3-15.
- Evans, K.L., P.H. Warren, K.J. Gaston. 2005. Species-energy relationship at the macroecological scale: a review of the mechanisms. *Biological Review*, 80: 1-25.
- Fernández, F., T.M. Arias-Penna. 2008. Las hormigas cazadoras en la región neotropical. En: F. Lozano-Zambrano, F. Fernández, E. Jiménez, T. Arias (eds.), *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C. Colombia.
- Field, R., B.A. Hawkins, H.V. Cornell, D.J. Currie, J.A.F. Diniz-Filho, J.F. Guégan, D.M. Kaufman, J.T. Kerr & G.G. Mittelbach. 2009. Spatial species-richness gradients across scales: a meta-analysis. *Journal of Biogeography*, 36: 132-147.
- Flórez, D.E. 1998. Estructura de comunidades de arañas (Araneae) en el departamento Del Valle, suroccidente de Colombia. *Caldasia* 20: 173-192.
- Foelix, R. 1982. *The Biology of Spiders*. Cambridge, Massachussetts: Harvard University Press.
- Fontana, J.L. 2008. Vegetación y Diversidad de Ambientes en la Reserva Natural Isla Apipé Grande, Provincia de Corrientes, Argentina. *INSUGEO, Miscelánea*, 17(2): 407-424.
- Gardner, S.M., M.R. Cabido, G.R. Valladares & S. Diaz. 1995. The influence of habitat structure on arthropod diversity in Argentine semi-arid Chaco forest. *Journal of Vegetation Science*, 6: 349-356.
- Gaston, K.J. 1996. *Biodiversity: a Biology of Numbers and Difference*. Blackwell Science, Oxford.
- Gaston, K.J. & J.H. Lawton. 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58: 329-335.
- Gilbert, J.A. & K.R. Butt. 2009. Evaluation of digital photography as a tool for field monitoring in potentially inhospitable environments. *Mires and Peat, International Mire Conservation Group and International Peat Society*, 5(5): 1-6.
- Gillespie, R.G. & G.K. Roderick. 2002. Arthropods on Islands: Colonization, Speciation, and Conservation. *Annual Review of Entomology*, 47:595-632.
- Gonzalez-Megías, A., J.M. Gómez & F. Sánchez-Piñero. 2007. Diversity-habitat heterogeneity relationship at different spatial and temporal scales. *Ecography*, 30: 31-41.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4: 379-391.
- Grant, P.R. & B.R. Grant. 1996. Speciation and hybridisation in island birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B, Biological Sciences*, 351: 765-772.
- Grismado, C.J. 2007. Comunidades de Arañas de la Reserva Natural Otamendi, Provincia de Buenos Aires. Riqueza específica y diversidad. Trabajo de Seminario Final, Universidad Nacional del Litoral.
- Guinzburg, R. & J. Adámoli. 2006. Situación Ambiental en el Chaco Húmedo. En: Brown, A., U. Martinez Ortiz, M. Acerbi & J. Corchera (eds.), *La Situación Ambiental Argentina 2005*, Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Gyllenberg, M. & I. Hansky. 1992. Single-species metapopulation dynamics: a structured model. *Theoretical Population Biology*, 42: 35-61.
- Halfpeter, G. & C.E. Moreno. 2005. Significado biológico de las diversidades alfa, beta y gamma. En: Halfpeter, G., J. Soberón, P. Koleff, A. Melic (eds.), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Monografías del Tercer Milenio, Vol. 4. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 5-18.

- Hammer, Ø, D.A.T. Harper & P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. <http://folk.uio.no/ohammer/past>
- Hammond, P.M. 1994. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in speciose groups. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 345: 119-136.
- Hansen, H.O. 1998. Plan de Manejo de la Reserva Natural Apipé Grande. Fundación de la Facultad de Ciencias Exáctas Químicas y Naturales, UNAM. Posadas.
- Hansen, R.A. 2000. Effects of habitat complexity and composition on a diverse litter microarthropod assemblage. *Ecology*, 81: 1120-1132.
- Hansky, I. 1982. On patterns of temporal and spatial variation in animal populations. *Annales Zoologici Fennici*, 19: 21-37.
- Hanski, I. & H. Koskela. 1997. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecología*, 28: 203-231.
- Haslett, J.R. 2001. Biodiversity and conservation of Diptera in heterogeneous land mosaics: A fly's eye view. *Journal of Insect Conservation*, 5: 71-75.
- Hawkins, B.A. & E. Porter. 2003. Water-energy balance and the geographic pattern of species richness of western Palearctic butterflies. *Ecological Entomology*, 28: 678-686.
- Heithaus, E.R. 1979. Community structure of neotropical flower-visiting bees and wasps: Diversity and phenology. *Ecology*, 60: 190-202.
- Herbst, R. 2000. La Formación Ituzaingó (Plioceno). Estratigrafía y distribución. En: F.G. Aceñolaza & R. Herbst. (eds.) *El Neógeno Argentino. INSUGEO, Serie Correlación Geológica*, 14: 181-190.
- Hijmans, R.J., S.E. Cameron, J.L. Parra, P.G. Jones & A. Jarvis. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 25: 1965-1978. www.worldclim.org.
- Humphrey, J.W., C. Hawes, A.J. Pearce, R. Ferris-Khan & M.R. Jukes. 1999. Relationships between insect diversity and habitat complexity in plantation forests. *Forest Ecology and Management*, 113: 11-21.
- Humphries V.J., P.H. Wilson, R.I. Vane-Wright. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 93-111.
- Jackson, R.R. & S.D. Pollard. 1996. Predatory behavior of Jumping Spiders. *Annual Review Entomology*, 41: 287-308.
- Jiménez, E., F. Lozano-Zambrano, G. Alvaréz-Saa. 2008. Diversidad alfa (α) y beta (β) de hormigas cazadoras de suelo en tres paisajes ganaderos de los andes centrales de Colombia. En: F. Lozano-Zambrano, F. Fernández, E. Jiménez, T. Arias (eds.), *Sistemática, biogeografía y conservación de las hormigas cazadoras de Colombia*. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C. Colombia.
- Jimenez-Valverde, A. & J.M. Lobo. 2007. Determinants of local spider (Aranidae and Thomisidae) species richness on a regional scale: climate and altitude vs. habitat structure. *Ecological Entomology*, 32: 113-122.
- Jimenez-Valverde, A., A. Baselga, A. Melic & N. Tyasko. 2009. Climate and regional beta-diversity gradients in spiders: dispersal capacity has nothing to say? *Insect Conservation and Diversity*, 3: 1-10.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363-375.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*, 88: 2427-2439.
- Jost, L. A. Chao & R.L. Chazdon. 2011. Compositional similarity and β (beta) diversity. En: Magurran, A.E. & B.J. McGill (eds.), *Biological diversity*. Oxford, University Press.
- Kareiva, P. & U. Wennegren. 1995. Connecting landscape patterns to ecosystem and population processes. *Nature*, 373: 299-302.
- Kerr, J.T., T.R.E. Southwood & J. Cihlar. 2001. Remotely sensed habitat diversity predicts butterfly species richness and community similarity in Canada. *PNAS*, 98(2): 11365-11370.

- Kim, K.E.C. 1993. Biodiversity, conservation and inventory: why insects matter. *Biodiversity and Conservation*, 2: 191-214.
- Klopfer, P.H. & R. MacArthur. 1960. Niche size and faunal diversity. *American Naturalist*, 94: 293-300.
- Koleff, P. 2005. Conceptos y medidas de la diversidad beta. En: Halffter, J.S., P. Koleff & A. Melic (eds.), *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las Diversidades alfa, beta y gamma*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Krebs, C.J. 1989. *Ecological methodology*. New York Cambridge, Philadelphia, San Francisco.
- Kremen, C., R.K. Collwell, T.L. Ewin, D.D. Murphy, R.F. Noss & M.A. Senjayan. 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology*, 7: 796-808.
- Lassau, S.A. & D.F. Hochuli. 2004. Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*, 27: 157-164.
- Lassau S.A., D.F. Hochuli, G. Cassis & C.A.M. Reid. 2005. Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently? *Diversity and Distributions*, 11: 73-82.
- Lattke, J.E. 2003. Subfamilia Ponerinae. En: Fernández, F. (ed.), *Introducción a las hormigas de la región neotropical*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.
- Lawrence, J.F. & E.B. Britton. 1994. *Australian beetles*. Carlton, Melbourne University Press.
- Lawton, J.H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, 28: 23-39.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192.
- Lazzeri, M.G., M.E. Bar & M. Pieri Damborsky. 2010. Diversidad del orden Lepidoptera (Hesperioidea y Papilionoidea) de la ciudad Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 59(1): 299-308.
- Legendre P. & E.D. Gallagher 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129: 271-280.
- Leinster, T., C.A. Cobbold. 2012. Measuring diversity: the importance of species similarity. *Ecology*, 93: 477-489.
- Lerrivee, M. & C.M. Buddle. 2009. Diversity of canopy and understorey spiders in north-temperate hardwood forest. *Agricultural and Forest Entomology*, 11: 225-237.
- Lillesand, T.M. & R.W. Kiefer. 2000. *Remote Sensing and Image Interpretation*. John Wiley and Sons, New York, New York, USA.
- Liu C., J.R. Whittaker, K. Ma., J.R. Malcolm. 2007. Unifying and distinguishing diversity ordering methods for comparing communities. *Population Ecology*, 49: 89-100.
- Losos, J.B., T.R. Jackman, A. Larson, K. de Queiroz & L. Rodrigues-Schettino. 1998. Contingency and determinism in replicated adaptive radiations of island lizards. *Science*, 279: 2115-2118.
- Loyola, R.D. & R.P. Martins. 2007. Habitat structure components are effective predictor of trap-nesting Hymenoptera diversity. *Basic and Applied Ecology*, 9: 735-742.
- Ma, M. 2005. Species richness vs evenness: independent relationship and different responses to edaphic factors. *Oikos*, 111: 192-198.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R.H. & E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton, N.J. Princeton University Press.
- Magurran, A. 2004. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Marrero, H.J., S.M. Zelba & D.L. Carpintero. 2008. Eficiencia relativa de distintas técnicas de captura de heterópteros terrestres en un pastizal de montaña. *BioScriba*, 1: 3-9. Editorial Orientación Gráfica Editora.
- Matteucci, S.D. 2012. Ecorregión Esteros del Iberá. En: Morello, J., S.D. Matteucci, A.F. Rodriguez & M.E. Silva (eds.), *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*.
- McCoy, E.D. & S.S. Bell. 1991. Habitat structure: the evolution and diversification of a complex topic. *Habitat structure: the*

- physical arrangement of objects in space. Chapman & Hall, London.
- McCune, B. & M.J. Mefford. 2011. PC-ORD, Multivariate Analysis of Ecological Data, Version 6. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.
- McGeoch, M. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insect as bioindicators. *Biological Reviews* Cambridge Philosophical Society, 73: 181-201.
- Meffe, G.K. & C. Carroll. 1994. Principles of conservation biology. Sinauer, Sunderland, Massachusetts.
- Melbourne, B.A. 1999. Bias in the effect of habitat structure on pitfall traps: an experimental evaluation. *Australian Journal of Ecology*, 24: 228-239.
- Meyke, E. 1999-2004. TAXIS 3.5-Taxonomical Information System. www.bio-tools-net
- Mittelbach, G.G., C.F. Steiner, S.M. Schainer, K.L. Gross, H.L. Reynolds, R.B. Waide, M.R. Willig, S.I. Dodson & L. Gough. 2001. What is the observed relationship between species richness and productivity? *Ecology*, 82(9): 2381-2396.
- Miyashita, T., Y. Chishiki & S.R. Takagi. 2012. Landscape heterogeneity at multiple spatial scales enhances spider species richness in an agricultural landscape. *Population Ecology*, 54: 573-581.
- Moreno, C.E., F. Barragán, E. Pineda, N.P. Pavón. 2011. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82: 1249-1261.
- Morrone, J.J. 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema Biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, 75(1): 1-16.
- Morrone, J.J. 2002. Presentación sintética de un nuevo esquema Biogeográfico de América Latina y el Caribe. *Monografías del Tercer Milenio*, 2: 267-275.
- Morrone, J.J. & S. Coscarón (eds). 1998. Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Una perspectiva biotaxonómica. Ediciones Sur.
- Muzón, J., N. Von Ellenrieder, P. Pessacq, F. Lozano, A. Garré, J. Lambruschini, L. Ramos & M.S. Weigel Muñoz. 2008. Odonata from Iberá (Corrientes, Argentina): preliminary inventory and biodiversity. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 67(1-2): 59-67.
- Neiff, J.J. 2004. El Iberá ¿En peligro? 1ª Edición. Buenos Aires: Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Nobis, M. & U. Hunziker, 2005. Automatic thresholding for hemispherical Canopo-photographs based on edge detection. *Agricultural and forest Meteorology*, 128: 243-250.
- Oliver, I. & A.J. Beattie. 1996. Designing a cost-effective invertebrate survey: a test of methods for rapid assessment of biodiversity. *Ecological Applications*, 6: 594-607.
- Oscherov, E.B., M.P. Damborsky, M.E. Bar & G. Avalos. 2005. Composición de la fauna de Culicidae (Diptera) en la Reserva Provincial Iberá, Corrientes, Argentina. Universidad Nacional del Nordeste, Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, UNNE.
- Oscherov, E.B., M. E. Bar, M.P. Damborsky & G. Avalos. 2007. Culicidae (Diptera) de la Reserva Provincial Iberá, Corrientes, Argentina. *Boletín de Malariología y Salud Ambiental*. Venezuela. XLVII (2): 221-229.
- Pasher, J. & J.K. Douglas. 2011. Development of a forest structural complexity index based on multispectral airborne remote sensing and topographic data. *Canadian Journal of Forest Research*, 41: 44-58.
- Pearce, J.L., L.A. Venier, G. Eccles, J. Pedlar & D. McKenney. 2003. Influence of habitat and microhabitat on epigeal spider (Araneae) assemblages in four stand types. *Biodiversity and Conservation*, 13: 1305-1334.
- Peck, J.E. 2010. Multivariate Analysis for Community Ecologists: Step-by-Step using PC-ORD. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon. USA.
- Pereyra, L.C. & C.E. Moreno. 2013. Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta.. *Revista Chilena de Historia Natural*, 86: 231-239.
- Perner, J., C. Wytrykush, A. Kahmen, N. Buchmann, I. Egerer, S. Creutzburg, N. Odat, V. Audorff & W. Weisser. 2005. Effects of plant diversity, plant productivity and habitat parameters on arthropods

- abundance in montane European grassland. *Ecography*, 28: 429-442.
- Pinkus-Rendón, M.A., J.L. León-Cortés & G. Ibarra-Núñez. 2006. Spiders diversity in a tropical habitat gradient in Chiapas, Mexico. *Diversity and Distribution*, 12: 61-69.
- Placi, G. & M. Di Bitetti. 2006. Situación Ambiental en la Ecorregión del Bosque Atlántico del Alto Paraná. En: *La situación Ambiental Argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires.
- Pozo, C. & J. Llorente Bousquets. 2002. La teoría del equilibrio insular en biogeografía y conservación. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*, 26(100): 321-339.
- Raaijmakers, J.G. 1987. Statistical Analysis of the Michaelis-Menten Equation. *Biometrics*, 43: 793-803.
- Ramírez, M.J. 1999. Orden Araneae (clave para familias). (Disponible en: <http://aracanologia.macn.gov.ar/biblio/Ramirez%201999%20clave.pdf>.)
- Rao, C.R. 1995. A review of canonical coordinates and an alternative to correspondence analysis using Hellinger distance. *Qüestiió. Quaderns d'Estadística i Investigació operativa*, 19: 23-63.
- Raup, D.M. & R.E. Crick. 1979. Measurement of faunal similarity in paleontology. *Journal of Paleontology*, 53: 1213-1227.
- Rice, R.E., C.A. Sugala, S.M. Ratay & G.A.B. da Fonseca. 2001. Sustainable Forest Management: A review of Conventional Wisdom, *Advances in Applied Biodiversity Science*, Washington D.C. CABS/Conservation International, 3: 1-29.
- Richards, O.W. & R.G. Davies. 1984. *Tratado de entomología Imms*. Vol. 2: Clasificación y Biología. Editorial Omega S.A. Barcelona.
- Ricklefs, R.E. 2001 *Invitación a la Ecología*. La Economía de la Naturaleza. Editorial Médica Panamericana. Madrid, España.
- Ricklefs R. & I. Lovette. 1999. The roles of island area per se and habitat diversity in the species-area relationships of four Lesser Antillean faunal groups. *Journal of Animal Ecology*, 68: 1142-1160.
- Rico, A.G., J.P. Beltrán A., A.D. Álvarez & E.D. Flórez. 2005. Diversidad de arañas (Arachnida: Araneae) en el Parque Nacional Natural Isla Gorgona, Pacífico Colombiano. *Biota Neotropica*, 13(1): 1-12.
- Rohde, K. 2005. *Nonequilibrium Ecology*. Cambridge University Press. U.K.
- Rubio, G.D., M.P. Damborsky, J.A. Corronca. 2004. Araneofauna (Arachnida, Araneae) en un área natural protegida. *Corrientes, Argentina. Jornadas de Comunicaciones Científicas y Tecnológicas*. UNNE. (Resistencia, Chaco). World Wide Web: <http://www.unne.edu.ar>.
- Ruggiero, A. & T. Kitzberger. 2004. Environmental correlates of mammal species richness in South America: effects of spatial structure, taxonomy and geographical range. *Ecography*, 27: 401-416.
- Ruppert, E.E. & R.D. Barnes. 1996. *Zoología de los invertebrados*. 6ª Edición. Interamericana S.A. México.
- Samways, M.J., M.A. MacGeoch & T.R. New. 2010. *Insect Conservation. A Handbook of Approaches and Methods*. *Technique in Ecology & Conservation Series*.
- Sanchez, N.D. & Amat-García, G.D. 2005. Diversidad de la fauna de artrópodos terrestres en el Humedal Jaboque, Bogotá-Colombia. *Caldasia*, 27(2): 311-329.
- Silva, D. 1996. Species composition y community structure of Peruvian rainforest spiders: a case study from a seasonally inundated forest along the Samiria river. *Revue suisse de Zoologie*, 2: 597-610.
- Silva, D. & J.A. Coddington. 1996. Spiders of Pakitza (Madre de Dios, Peru): species richness y notes in community structure, p 241-299. En: D.E. Wilson & A. Sandoval (eds), *The biodiversity of Pakitza y its environs*. Smithsonian Institution, Washington, EEUU.
- Smith, J.W.C. 1999. A new method for handling invertebrates collected using standard vacuum-sampling apparatuses. *Australian Journal of Entomology*, 38: 227-228.
- Smith, M.F. & Patton, J.L. 1999. The diversification of South American murid rodents: evidence from mitochondrial DNA sequence data for the akodontine tribe. *Biological Journal of the Linnean Society*, 50: 149-177.
- SPSS, Statistics. 2008. www.spss.com
- Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M.C. Wichmann, M. Schwager & F. Jeltsch.

2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31: 79–92.
- Toda, M.J. & R.L. Kitching. 1999. Forest Ecosystems: the assessment of plant and animal biodiversity in forest ecosystems. *Diversitas, International Biodiversity Observation Year*.
- Torales, G.J., E.R. Laffont, J.M. Coronel. 2003. Termitofauna del Iberá. En: Alvarez, B.B. (ed.), *Fauna del Iberá, EUDENE, Corrientes*, 17-53.
- Toro, H.G., E.T. Chiappa, C.M. Tobar. 2003. *Biología de insectos*. Ediciones Universitarias de Valparaíso.
- Tóthmérész, B. 1998. On the characterization of scale-dependent diversity. *Abstracta Botánica*, 22: 149-156.
- Uetz, G.W. 1979. The influence of variation in litter habitats on spider communities. *Oecologia*, 40: 29–42.
- Vila Subirós, J., D. Varga Linde, A. Llausàs Pascual & A. Ribas Palom. 2006. Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscapeecology). Una interpretación desde la Geografía. *Documents de Anàlisi Geogràfica*, 48: 151-166.
- Vittar, F. 2008. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) de la Mesopotamia Argentina. *INSUGEO, Miscelánea*, 17(2): 447-466.
- Weaver, J.E. & F.E. Clements. 1950. *Ecología Vegetal*. Acme Agency, Soc. Resp. Ltda, Buenos Aires, Argentina.
- Weeks, R.D. Jr. & T.O. Holtzer. 2000. Habitat and Season in Structuring Ground-Dwelling Spider (Araneae) Communities in a Shortgrass Steppe Ecosystem. *Environmental Entomology*, 29: 1164-1172.
- Whitmore C., R. Slotow, T.E. Crouch & A.S. Dippenaar Schoeman. 2002. Diversity of spiders (Araneae) in a savanna Reserve, Northern Province, South Africa. *Journal of Arachnology*, 30: 344-356.
- Whittaker, R.J. & J.M. Fernández Palacios. 2007. *Island Biogeographic. Ecology, evolution, and conservation*. 2ª Edición. Oxford.
- Waide, R.B., M.R. Willig, C.F. Steiner, G. Mittelbach, L. Gough, S.I. Dodson, G.P. Juday & R. Parmenter. 1999. The relationship between productivity and species richness. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 30: 257-300.
- Woodcock, B.A., A.D. Watt & S.R. Leather. 2003. Influence of management type on Diptera communities of coniferous plantations and deciduous woodlands. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 95: 443-452.
- Yen, A.L. & R.J. Butcher. 1997. An overview of the conservation of non-marine invertebrates in Australia. *Environment Australia, Canberra, Australia*.
- Zehm, A; M. Nobis & A. Schwabe, 2003. Multiparameter analysis of vertical vegetation structure based on digital image processing. *Flora*, 198: 142–160.

Tabla I. Análisis, justificación de los mismos, fórmulas y programas utilizados en la realización de la tesis.

| | ANÁLISIS REALIZADOS | JUSTIFICACIÓN Y/O FÓRMULAS | PROGRAMAS UTILIZADO |
|----------------------------------|---|---|---------------------|
| RIQUEZA DE ESPECIES E INVENTARIO | Rarefacción | <p>Permite hacer comparaciones de números de especies entre comunidades cuando el tamaño de las muestras no es igual. Calcula el número esperado de especies de cada muestra si todas las muestras fueran reducidas a un tamaño estándar, es decir, si la muestra fuera considerada de n individuos ($n < N$).</p> $E(S) = \sum 1 - \frac{(N - N_i)/n}{N/n}$ <p>Donde: E(S) = número esperado de especies; N = número total de individuos en la muestra; N_i = número de individuos de la <i>i</i>ésima especie; n = tamaño de la muestra estandarizado.</p> | Ecosim |
| | Estimadores no paramétricos de riqueza de especies basados en incidencia (presencia/ausencia) | $\text{Chao2} = S + \frac{L^2}{2M}$ <p>Donde: L = número de especies que ocurren solamente en una muestra (especies "únicas"); M = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras.</p> | Estimate ver. 7.0 |
| | | <p>Jackknife de primer orden</p> $\text{Jack1} = S + L \frac{m - 1}{m}$ <p>Donde: L = número de especies que ocurren solamente en una muestra; m = número de muestras.</p> | |
| | | <p>Jackknife de segundo orden</p> $\text{Jack2} = S + \frac{L(2m - 3)}{m} - \frac{M(m - 2)^2}{m(m - 1)}$ <p>Donde: L = número de especies que ocurren solamente en una muestra; m = número de muestras; M = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras.</p> | |
| | | <p>ICE</p> <p>Estimador de cobertura basado en incidencia de riqueza de especies. Este estimador usa la proporción de todos los individuos en especies infrecuentes que no son únicos.</p> | |

| | | | |
|---|---|---|-------------------|
| | Estimadores no paramétricos de riqueza de especies basados en abundancia | $\text{Chao } 1 = S + \frac{a^2}{2b}$ <p>Donde: S= número de especies en una muestra; a= número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra (número de singletones); b= número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (número de dobletones).</p> | Estimate ver. 7.0 |
| | | <p>ACE</p> <p>Estimador de cobertura basado en abundancia de riqueza de, que usa la proporción de todos los individuos en especies raras que no son singletones.</p> | |
| | | <p>Michaelis-Menten</p> <p>Estimador calculado mediante muestreo aleatorio repetitivo y ajustándolo al modelo de asíntotas, siguiendo el método de Raaijmakers (1987).</p> $S_m = S_{\max}(1 - e^{-kn})$ <p>Donde: k= constante corregida; n= el número de muestras.</p> | |
| ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE ARTRÓPODOS | Curvas Rango/abundancia | Permiten comparar gráficamente la riqueza de especies (número de puntos), sus abundancias relativas, la forma de las curvas (equitatividad) y la secuencia de cada una de las especies que componen la comunidad sin perder su identidad (Magurran 2004). | PAST ver. 2.14 |
| | Shannon-Wiener (H') | <p>Expresa la uniformidad de los valores de importancia a través de todas las especies de la muestra. Mide el grado promedio de incertidumbre en predecir a que especie pertenecerá un individuo escogido al azar de una colección (Magurran 2004).</p> $H' = - \sum p_i \ln p_i$ <p>Donde: H = contenido de información de la muestra (bits / individuo); S = número de especies; pi = proporción del total de la muestra que corresponde a la especie i.</p> | PAST ver. 2.14 |

| | | | |
|--|--|--|----------------|
| | Berger-Parker (d) | <p>Es un índice de dominancia que relaciona el número de individuos más abundantes y el número de individuos. Informa sobre la existencia de una especie dominante dentro del sistema (Magurran 2004).</p> $d = \frac{N_{\max}}{N}$ <p>Donde: N_{\max} = número de individuos de la especie más abundante.</p> | |
| | Equitatividad (J) | <p>Indica como los individuos se distribuyen de manera uniforme entre las diferentes especies.</p> $J = \frac{H'}{\log_2 S}$ <p>Donde: H' = índice de Shannon-Wiener; $\log_2 S = H'_{\max}$ (diversidad máxima) se obtendría si la distribución de las abundancias de las especies en la comunidad fuesen perfectamente equitativas.</p> | |
| | Números efectivos o Números de Hill | <p>Permiten obtener una interpretación intuitiva y fácilmente comparable de la diversidad de especies.</p> $D_q = \left(\sum_{i=1}^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$ <p>Donde: D_q es la diversidad</p> <p>Diversidad de orden 0</p> $D_0 = \sum_{i=1}^S p_i^0$ <p>Diversidad de orden 1</p> $D_1 = \exp \left(- \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i \right) = \exp(H)$ <p>Diversidad de orden 2</p> $D_2 = 1 / \left(\sum_{i=1}^S p_i^2 \right)$ | PAST ver. 2.14 |
| | Partición | <p>Permite cuantificar la variación espacial y temporal en la diversidad de especies, lo que permite examinar posibles relaciones entre los distintos componentes de la misma y el funcionamiento del ecosistema (Pereyra & Moreno 2013).</p> $\gamma = \alpha \times \beta_1 \times \beta_2 \times \beta_3$ | Partition |

| | | | |
|--|--|--|-------------------|
| RELACIÓN ENTRE LA COMPLEJIDAD ESTRUCTURAL DE LA VEGETACIÓN Y LA DIVERSIDAD DE ARTRÓPODOS | Kruskal-Wallis | Es un test no paramétrico que se emplea cuando se quiere probar si un grupo de datos proviene de la misma población. $H = \frac{12}{N(N+1)} \left(\frac{R_1^2}{n_1} + \frac{R_2^2}{n_2} + \dots + \frac{R_k^2}{n_k} - 3(N+1) \right)$ <i>Donde: N=número total de observaciones en las muestras combinadas; k=número de muestras; R_k=suma de los rangos de la muestra k; n_k= número de observaciones de la muestra k.</i> | PAST ver. 2.14 |
| | Evaluación de autocorrelación de variables | Permite determinar el grado de variación conjunta existente entre dos o más variables. | SPSS ver. 17.0 |
| | Ordenamiento Polar | Organiza puntos en referencia a los “Polos” o puntos finales (Bray & Curtis 1957). El ordenamiento se genera seleccionando o determinando subjetivamente cada punto final, que tiene la máxima distancia entre ellos, y utiliza una matriz de distancia para situar todos los demás puntos relativos a los criterios de valoración. | PCORD 6 |
| | Prueba de Mantel | Es una prueba de permutación para determinar la correlación entre dos matrices de distancia o similitud. Prueba de Mantel sobre distancia geográfica: determina si las comunidades más cercanas son más similares que las que se encuentran más alejadas. Prueba de mantel simple: determina si los sitios ambientalmente similares poseen composición similar de sus ensambles. | PAST ver. 2.14 |
| | Análisis de Regresión Lineal Simple | Es la relación funcional entre dos variables, una variable (x) independientes, explicativa o de predicción y una variable (y) dependientes o respuesta. $y = a + b x + e$ <i>Donde: a= valor de la ordenada donde la línea de regresión se intercepta con el eje y; b= coeficiente de regresión poblacional (pendiente de la línea recta); e= error.</i> | PAST ver. 2.14 |
| EFECTO INSULAR | Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMS) | Permite ordenar las unidades muestrales de tal manera que las distancias entre puntos reflejan el patrón de co-variación observada entre los datos (Peck 2010). | PCORD 6 |
| | Procedimiento de permutación de respuestas múltiples (MRPP) | Permite llevar a cabo una prueba de las diferencias entre dos o más grupos de unidades muestrales basado en las similitudes dentro del grupo (Peck 2010). | PCORD 6 |

| | | | |
|--|---|--|-------------------|
| | COMPLEMENTARIEDAD | $C = \frac{S_A + S_B - 2.V_{AB}}{S_A + S_B - V_{AB} \times 100}$ <p>Donde: S_A= número de especies de la comunidad A; S_B= número de especies de la comunidad B; V_{AB}= número de especies en común a ambas comunidades.</p> | - |
| | SIMILITUD/DISIMILITUD Mediante Índice de Morista | Es una buena medida para la búsqueda de las diferencias funcionales en los ecosistemas y permite utilizar la información compartida entre las tres comunidades a fin de determinar el porcentaje de similitud/disimilitud entre los ensambles. | SPADE |
| | Índice de Raup-Crick estandarizado por Chase et al. (2011) | El índice de <i>Raup-crick</i> trabaja a partir de datos de presencia/ausencia. Utiliza un procedimiento de aleatorización (Monte Carlo), comparando el número observado de especies presentes en ambas asociaciones con distribución de co-ocurrencia de réplicas al azar de un pool de muestras. El índice de Raup-crick estandarizado por Chase <i>et al.</i> (2011) permite la cuantificación del grado de disimilitud entre pares de comunidades. | PAST ver. 2.14 |
| | SIMPER | Permite evaluar los taxones que son los principales responsables de la diferencia observada entre los grupos de muestras. | PAST ver. 2.14 |

Tabla II. Abundancia (N) y Riqueza (S) de especies de las familias pertenecientes a los diferentes ordenes de Arthropoda en el total de muestreo, en Chaco Húmedo, Apipé Grande y Selva Paranaense.

| ORDEN | FAMILIA | TOTAL | | CHACO | | APIPÉ | | SELVA | |
|---------------------------|---------------------|-------------|-----------|-------|----|-------|----|-------|----|
| | | N | S | N | S | N | S | N | S |
| ACARI | | 1594 | 33 | 493 | 21 | 311 | 21 | 790 | 19 |
| ARANEAE | Amaurobidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Anyphaenidae | 394 | 15 | 155 | 10 | 26 | 8 | 213 | 10 |
| | Araneidae | 705 | 56 | 203 | 30 | 286 | 25 | 216 | 30 |
| | Clubionidae | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| | Corinnidae | 13 | 5 | 4 | 3 | 6 | 3 | 3 | 1 |
| | Deinopidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Dictynidae | 79 | 2 | 34 | 2 | 45 | 2 | 0 | 0 |
| | Fiistatidae | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Gallieniellidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | Gnaphosidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Hahniidae | 3 | 1 | 0 | 0 | 3 | 1 | 0 | 0 |
| | Linyphidae | 1045 | 21 | 704 | 13 | 91 | 5 | 250 | 10 |
| | Lycosidae | 3 | 3 | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | Micropholcommatidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Miturgidae | 22 | 3 | 8 | 3 | 6 | 1 | 8 | 1 |
| | Mymetidae | 19 | 2 | 5 | 2 | 8 | 2 | 6 | 2 |
| | Oonopidae | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| | Oxyopidae | 21 | 4 | 4 | 1 | 5 | 3 | 12 | 2 |
| | Philodromidae | 40 | 7 | 11 | 3 | 21 | 4 | 8 | 3 |
| | Pholcidae | 11 | 4 | 5 | 3 | 5 | 1 | 1 | 1 |
| | Phylodromidae | 22 | 3 | 5 | 1 | 8 | 1 | 9 | 3 |
| | Pisauridae | 39 | 3 | 18 | 2 | 3 | 1 | 18 | 3 |
| | Prodidomidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Salticidae | 249 | 39 | 101 | 22 | 66 | 13 | 82 | 22 |
| | Scytodidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Segestriidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Senoculidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Tetragnatidae | 136 | 7 | 80 | 5 | 28 | 6 | 28 | 4 |
| | Theridiidae | 536 | 35 | 182 | 22 | 164 | 16 | 190 | 19 |
| | Theridiosomatidae | 104 | 11 | 13 | 5 | 21 | 5 | 70 | 5 |
| | Thomisidae | 77 | 19 | 26 | 9 | 17 | 7 | 34 | 11 |
| | Uloboridae | 33 | 6 | 13 | 3 | 20 | 5 | 0 | 0 |
| | NN | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| PSEUDOESCORPIONIDA | | 23 | 2 | 17 | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 |
| ISOPODA | | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 2 | 1 |
| COLLEMBOLA | Entomobryidae | 1469 | 8 | 270 | 8 | 68 | 5 | 1131 | 6 |
| | Siminthuridae | 214 | 2 | 50 | 2 | 78 | 2 | 86 | 2 |
| EPHEMEROPTERA | | 28 | 3 | 15 | 3 | 5 | 3 | 8 | 2 |
| ODONATA | Coenagrionidae | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| ORTHOPTERA | Tetrigidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | Acrididae | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | Grillidae | 3 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | Proscopidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | NN | 2 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 | 0 | 0 |
| DERMAPTERA | | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| EMBIOPTERA | Embiidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| DYCTIOPTERA | | 40 | 8 | 9 | 3 | 28 | 6 | 3 | 1 |
| PSOCOPTERA | | 48 | 13 | 11 | 7 | 25 | 11 | 12 | 4 |

| | | | | | | | | | | |
|-----------------|------------------|------------------|-----|-----|-----|----|-----|-----|-----|----|
| HEMIPTERA | Aucheenorrhyncha | Achilidae | 11 | 4 | 0 | 0 | 2 | 2 | 9 | 2 |
| | | Cercopidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 2 | 0 | 1 | 1 |
| | | Cicadellidae | 441 | 77 | 118 | 34 | 177 | 42 | 146 | 46 |
| | | Cixiidae | 4 | 4 | 2 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| | | Delphacidae | 17 | 4 | 10 | 4 | 1 | 1 | 6 | 3 |
| | | Derbidae | 18 | 6 | 12 | 5 | 2 | 1 | 4 | 3 |
| | | Dictyopharidae | 29 | 1 | 8 | 1 | 20 | 1 | 1 | 1 |
| | | Flatidae | 5 | 4 | 4 | 3 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Fulgoridae | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | | Membracidae | 12 | 9 | 4 | 4 | 4 | 4 | 4 | 3 |
| | Heteroptera | Anthocoridae | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Berytidae | 14 | 2 | 11 | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| | | Lygaidae | 8 | 4 | 7 | 4 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Miridae | 26 | 19 | 8 | 7 | 10 | 8 | 8 | 7 |
| | | Nabidae | 8 | 1 | 0 | 0 | 8 | 1 | 0 | 0 |
| | | Pentatomidae | 3 | 3 | 0 | 0 | 3 | 3 | 0 | 0 |
| | | Pyrrhocoridae | 7 | 4 | 5 | 2 | 0 | 0 | 2 | 2 |
| | | Reduviidae | 7 | 3 | 2 | 2 | 3 | 1 | 2 | 1 |
| | | Rhopalidae | 5 | 3 | 0 | 0 | 2 | 1 | 3 | 3 |
| | | Rhyparochromidae | 4 | 3 | 1 | 1 | 3 | 2 | 0 | 0 |
| | | Schizopteridae | 6 | 3 | 0 | 0 | 1 | 1 | 5 | 3 |
| | | Scutelleridae | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Tingidae | 15 | 8 | 9 | 6 | 1 | 1 | 5 | 3 |
| | | NN | 2 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | Sternorrhyncha | Aleyrodidae | 56 | 4 | 22 | 2 | 19 | 4 | 15 | 2 |
| | | Aphididae | 26 | 6 | 8 | 4 | 13 | 4 | 5 | 3 |
| | | Psyllidae | 48 | 7 | 4 | 2 | 27 | 1 | 17 | 5 |
| | | Triozidae | 30 | 7 | 3 | 2 | 22 | 5 | 5 | 4 |
| | THYSANOPTERA | | 92 | 13 | 53 | 13 | 9 | 1 | 30 | 12 |
| | NEUROPTERA | Chrysopidae | 4 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 |
| Coniopterigidae | | 19 | 1 | 1 | 1 | 11 | 1 | 7 | 1 | |
| Hemerobiidae | | 6 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | |
| Inocellidae | | 5 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | 1 | |
| Mantispidae | | 5 | 1 | 0 | 0 | 5 | 1 | 0 | 0 | |
| Mirmeliontidae | | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | |
| COLEOPTERA | Alleculidae | 14 | 4 | 7 | 1 | 2 | 1 | 5 | 4 | |
| | Bostrichidae | 19 | 2 | 5 | 2 | 5 | 2 | 9 | 2 | |
| | Bruchidae | 12 | 6 | 8 | 4 | 1 | 1 | 3 | 3 | |
| | Buprestidae | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | Cantharidae | 13 | 3 | 0 | 0 | 6 | 2 | 7 | 1 | |
| | Carabidae | 21 | 8 | 8 | 5 | 8 | 2 | 5 | 2 | |
| | Cerambycidae | 4 | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | |
| | Ceratocanthidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | Chrysomelidae | 439 | 73 | 245 | 35 | 49 | 15 | 145 | 44 | |
| | Cleridae | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | |
| | Coccinelidae | 63 | 16 | 32 | 8 | 8 | 4 | 23 | 9 | |
| | Cryptophagidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | |
| | Cucujidae | 7 | 4 | 6 | 4 | 1 | 1 | 0 | 0 | |
| | Cupepidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | Curculionidae | 160 | 32 | 46 | 19 | 75 | 19 | 39 | 17 | |
| | Dytiscidae | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 2 | |
| | Elateridae | 17 | 5 | 3 | 3 | 12 | 2 | 2 | 1 | |
| | Erotylidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | Lagridae | 18 | 5 | 8 | 3 | 2 | 2 | 8 | 3 | |

| | | | | | | | | | | |
|-------------|------------------|-----------------|------|----|-----|----|------|----|------|----|
| | | Lampyridae | 6 | 3 | 5 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Latrididae | 30 | 1 | 20 | 1 | 5 | 1 | 5 | 1 |
| | | Leiodidae | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Lycidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Mordellidae | 18 | 8 | 5 | 3 | 7 | 4 | 6 | 3 |
| | | Pselaphidae | 5 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 4 | 1 |
| | | Ptilodactylidae | 2 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Scarabeidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Scolytidae | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| | | Staphilinidae | 12 | 5 | 1 | 1 | 3 | 3 | 8 | 3 |
| | | NN | 7 | 4 | 6 | 3 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| MECOPTERA | | | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| DIPTERA | | Agromyzidae | 12 | 4 | 0 | 0 | 3 | 2 | 9 | 3 |
| | | Anthomyiidae | 3 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| | | Bibionidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Bombylidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Cecidomidae | 698 | 7 | 210 | 5 | 163 | 5 | 325 | 6 |
| | | Ceratopogonidae | 1271 | 24 | 348 | 18 | 275 | 18 | 648 | 19 |
| | | Chamaeemydae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Chironomidae | 3717 | 20 | 917 | 16 | 1683 | 17 | 1117 | 17 |
| | | Chloropidae | 568 | 22 | 152 | 18 | 185 | 14 | 231 | 16 |
| | | Culicidae | 375 | 8 | 144 | 6 | 47 | 7 | 184 | 4 |
| | | Dolichopodidae | 94 | 5 | 49 | 3 | 12 | 1 | 33 | 4 |
| | | Empididae | 199 | 15 | 65 | 6 | 26 | 6 | 108 | 13 |
| | | Ephydriidae | 5 | 2 | 5 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Funnidae | 3 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 |
| | | Lauxaniidae | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 3 | 2 |
| | | Micropezidae | 5 | 1 | 0 | 0 | 5 | 1 | 0 | 0 |
| | | Muscidae | 57 | 9 | 14 | 7 | 8 | 2 | 35 | 4 |
| | | Mycetophylidae | 17 | 17 | 8 | 4 | 5 | 4 | 4 | 2 |
| | | Phoridae | 112 | 8 | 9 | 4 | 24 | 5 | 79 | 7 |
| | | Pipunculidae | 5 | 2 | 4 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | Psychodidae | 36 | 3 | 11 | 1 | 2 | 2 | 23 | 2 |
| | | Ragionidae | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| | | Sciaridae | 262 | 7 | 48 | 3 | 53 | 7 | 161 | 6 |
| | | Sciomyzidae | 85 | 2 | 28 | 2 | 0 | 0 | 57 | 2 |
| | | Sepsidae | 50 | 5 | 12 | 3 | 9 | 3 | 29 | 3 |
| | | Tachinidae | 34 | 4 | 15 | 4 | 0 | 0 | 19 | 3 |
| | | Tephritidae | 24 | 7 | 14 | 4 | 4 | 3 | 6 | 5 |
| | | Tipulidae | 312 | 14 | 88 | 11 | 44 | 7 | 180 | 11 |
| | | Ulidiidae | 13 | 2 | 3 | 2 | 2 | 1 | 8 | 2 |
| | | NN | 8 | 3 | 3 | 1 | 0 | 0 | 5 | 2 |
| LEPIDOPTERA | | | 25 | 6 | 8 | 3 | 11 | 3 | 6 | 2 |
| TRICHOPTERA | | | 197 | 16 | 30 | 8 | 103 | 13 | 72 | 5 |
| HYMENOPTERA | Microhymenoptera | Aphelinidae | 28 | 7 | 3 | 2 | 13 | 6 | 12 | 4 |
| | | Bethylidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Braconidae | 342 | 40 | 101 | 22 | 121 | 28 | 120 | 22 |
| | | Ceraphronidae | 35 | 30 | 16 | 10 | 7 | 5 | 12 | 7 |
| | | Chalcididae | 21 | 8 | 4 | 3 | 12 | 6 | 5 | 5 |
| | | Cynipidae | 34 | 4 | 11 | 3 | 6 | 3 | 17 | 3 |
| | | Diapriidae | 15 | 5 | 6 | 2 | 2 | 2 | 7 | 5 |
| | | Drynidae | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Elasmidae | 7 | 2 | 1 | 1 | 5 | 1 | 1 | 1 |
| | | Encyrtidae | 74 | 14 | 48 | 7 | 11 | 6 | 15 | 7 |

| | | | | | | | | | | |
|--|-----------------------|-------------------|------|----|-----|----|-----|----|-----|----|
| | | Eulophidae | 220 | 37 | 63 | 25 | 73 | 16 | 84 | 23 |
| | | Eurytomidae | 12 | 5 | 3 | 3 | 4 | 3 | 5 | 4 |
| | | Fitigidae | 3 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 2 | 1 |
| | | Ichneumonidae | 21 | 16 | 7 | 5 | 8 | 7 | 6 | 6 |
| | | Mymaridae | 53 | 10 | 18 | 7 | 10 | 8 | 25 | 7 |
| | | Platygastridae | 87 | 4 | 16 | 3 | 28 | 1 | 43 | 4 |
| | | Proctotrupidae | 17 | 10 | 4 | 4 | 5 | 3 | 8 | 5 |
| | | Pteromalidae | 12 | 6 | 1 | 1 | 7 | 5 | 4 | 2 |
| | | Scelionidae | 163 | 28 | 52 | 17 | 58 | 15 | 53 | 19 |
| | | Trichogrammatidae | 16 | 9 | 8 | 5 | 4 | 3 | 4 | 2 |
| | | Signophoridae | 2 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 |
| | | Torinidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| | | NN | 5 | 5 | 0 | 0 | 4 | 4 | 1 | 1 |
| | Otros Hymenopteros | Formicidae | 1142 | 35 | 405 | 27 | 296 | 23 | 441 | 25 |
| | | Megachilidae | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Tethredinidae | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| | | Vespidae | 5 | 3 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 |

Tabla III. Riqueza (S) y abundancia (N) de artrópodos en cada sitio de muestreo (CH: Chaco Húmedo, AP: Apipé Grande, SE: Selva Paranaense) en primavera (Pr) y otoño (Ot).

| Ambiente | | S | N | Ambiente | | S | N | Ambiente | | S | N |
|----------|----|-----|------|----------|----|-----|------|----------|----|-----|------|
| CH1 | Pr | 189 | 661 | AP1 | Pr | 111 | 220 | SE1 | Pr | 110 | 276 |
| | Ot | 92 | 327 | | Ot | 112 | 447 | | Ot | 213 | 1074 |
| CH2 | Pr | 145 | 381 | AP2 | Pr | 174 | 686 | SE2 | Pr | 170 | 660 |
| | Ot | 135 | 781 | | Ot | 35 | 129 | | Ot | 102 | 626 |
| CH3 | Pr | 163 | 650 | AP3 | Pr | 213 | 815 | SE3 | Pr | 212 | 2046 |
| | Ot | 103 | 624 | | Ot | 88 | 417 | | Ot | 134 | 719 |
| CH4 | Pr | 154 | 739 | AP4 | Pr | 212 | 1749 | SE4 | Pr | 234 | 1107 |
| | Ot | 76 | 305 | | Ot | 117 | 457 | | Ot | 91 | 361 |
| CH5 | Pr | 226 | 1140 | AP5 | Pr | 72 | 171 | SE5 | Pr | 155 | 688 |
| | Ot | 96 | 516 | | Ot | 51 | 163 | | Ot | 98 | 414 |